АКАДЕМИЯ НАУК СССР

ЗООЛОГИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ

ZOOLOGITSHESKIJ JOURNAL

ТОМ XXIV ВЫП. 6
VOLUME XXIV FASC. 6

ИЗДАТЕЛЬСТВО АКАДЕМИИ НАУК СССР
МОСКВА ☆ 1945

ЗООЛОГИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ

ZOOLOGITSHESKIJ JOURNAL

ОСНОВАН АКАД. А. Н. СЕВЕРЦОВЫМ FONDÉ PAR A. N. SEWERTZOFF

ВЫПУСК 6 ТОМ XXIV 1945

Адрес редакции: Москва, 9, ул. Герцена, 6, Институт зоологии Московского ордена Ленина Государственного университета им. М. В. Ломоносова, редакция Зоологического журнала

ЗООЛОГИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ

ТОМ XXIV 1945 ВЫП. 6

ИЗУЧЕНИЕ ЕСТЕСТВЕННОГО МУТАЦИОННОГО ПРОЦЕССА. III. СКОРОСТЬ ВОЗНИКНОВЕНИЯ МУТАЦИЙ НА РАЗНЫХ СТАДИЯХ ГАМЕТОГЕНЕЗА DROSOPHILA MELANOGASTER

Н. И. ШАПИРО

Институт зоологии Московского государственного университета

Вопрос о том, возникают ли мутации с одинаковой частотой на всех стадиях гаметогенеза или имеется их преимущественное возникновение на какой-либо определенной стадии, был обсуждаем неоднократно. Особенно интенсивно этот вопрос изучался в связи с выяснением хода мутационного процесса, индуцированного лучами Рентгена. Здесь было показано своеобразное течение (как в количественном, так и в качественном отношении) мутационного процесса на разных стадиях гаметогенеза (Гаррис, Harris [5], Шапиро [12] и Серебровская и Шапиро [9] и др.). В этом отношении естественный мутационный процесс изучен значительно меньше, и по существу вопрос о равномерном или преимущественном возникновении мутации на разных стадиях гаметогенеза является в настоящее время открытым. Переносить выводы, полученные при изучении рентгеномутаций, на естественный мутационный процесс нет особых оснований хотя бы уже по одному тому, что коротковолновая радиация, как это показано рядом исследований (Меллер и Мотт-Смит, Muller and Mott-Smith [7]; Тимофеев-Ресовский, Timofeeff-Ressovsky [10] и др.) не является ответственной за ход естественного мутирования.

Первые специальные наблюдения за частотой возникновения спонтанных мутаций в процессе гаметогенеза D. melanogaster принадлежат Бриджесу (Bridges [2]). Цитируемый автор, изучая особенности возникновения сцепленных с полом мутаций и аутосомных доминантов, показал, что большинство из них возникает как единичные и лишь небольшая часть — как пучковые. Другими словами, большинство мутаций как бы возникает на последних стадиях гаметогенеза и лишь незначительная часть — на ранних. Позже наблюдения Бриджеса были подтверждены рядом авторов, как специально поставленными экспериментами, так и наблюдениями за ходом возникновения мутаций в контрольных сериях опытов, где изучалось влияние на мутационный процесс различных внешних агентов (Меллер, Muller [6], Вард, Ward [3], Альтенбург, Altenburg [1], Нейгауз [8] и др.).

К сожалению, поскольку все эти эксперименты и наблюдения касались лишь сцепленных с полом мутаций у самцов D. melanogaster и проводились однотипной методикой (единично находимая мутация — возникновение на поздней стадии сперматогенеза; пучковая мутация — возникновение на ранней стадии), не представляется, как это мы увидим далее, возможным дать ответ на вопрос об относительной частоте возникновения естественных мутаций на разных стадиях гаметогенеза.

Настоящее сообщение является попыткой выяснения скорости естественного мутационного процесса на разных стадиях гаметогенеза как самцов, так и самок Drosophila melanogaster.

При изучении частоты возникновения летальных сцепленных с полом мутаций у самцов D. melanogaster мы, как и другие авторы, обнаружили, что наиболее часто возникают единичные мутации, тогда как возникновение пучка мутаций осуществляется значительно реже. (Подробная методика эксперимента изложена в первом сообщении этой серии [15].) Полученные данные о частоте возникновения единичных и пучковых сцепленных с полом летальных мутаций сведены в табл. 1.

Какова же возможная причина наблюдаемой картины? Условия, могущие повести к повышению шансов нахождения единичных сцепленных с полом мутаций, по сравнению с пучковыми у самцов, могут быть различными. Таких причин (основных) мы насчитываем пять: 1) большая частота возникновения мутаций в клетках, находящихся на поздних стадиях сперматогенеза; 2) наличие для мутаций, сцепленных с полом (так же как и аутосомных доминантов), зачаткового отбора;

Таблица 1

Частота обнаружения единичных и пучковых спонтанных сцепленных с полом летальных мутаций у самцов Drosophila melanogaster

Характер возникновения мутаций	Число исследованных хромосом	Число найденных мутаций	Процент найденных мутаций	Соотносительная частота обнаружения пучковых и единичных мутаций
Единичные	16 069	44	0,27	1 : 11
Пучковые	16 069	4	0,02	

3) случайность выборки, при которой всегда имеется вероятность, что из пучка возникших мутаций в исследуемую группу половых клеток войдет лишь одна мутация (сюда мы относим и элемент случайности в размножении клеток, при котором может осуществиться, что из группы родственных клеток, содержащих идентичные мутации, до стадии зрелости дойдет лишь одна клетка); 4) большее время, требуемое для прохождения клетками поздних стадий гаметогенеза, чем ранних (мутации, как известно, возникают пропорционально времени жизни клеток [11, 14]); 5) наличие полиспермии, при которой попадание сперматозоидов в одну яйцеклетку происходит возможно не на основе случая, а таким образом, что близко родственные сперматозоиды (скажем, произошедшие от одной сперматогониальной клетки) имеют бо́льшие шансы попасть в одну яйцеклетку. С точки зрения существа разбираемого вопроса, все перечисленные причины должны быть разделены на две группы. В первую мы относим бо́льшую частоту возникновения мутаций в клетках, находящихся на поздних стадиях гаметогенеза; во вторую группу — все остальные причины, так как все они, не имея непосредственного отношения к процессу возникновения мутаций, лишь искажают истинную картину закономерностей мутирования. Мы ставим своей задачей, по возможности, исключить эти искажающие влияния и тем самым ближе подойти к выяснению истинных закономерностей мутационного процесса на разных стадиях гаметогенеза.

Начнем наш анализ с вопроса о зачатковом отборе. Под зачатковым отбором, как известно, понимают полную или частичную элиминацию в процессе гаметогенеза незрелых половых клеток, содержащих вредные мутации. Подобный отбор может иметь место при условии, что мутации проявляют в этих клетках свое вредоносное действие. Таким образом, зачатковый отбор может осуществляться как для сцепленных с полом мутаций у самцов, так и для доминантных мутаций у обоих полов, т. е. как раз для тех мутаций, которые были изучаемы при выяснении вопроса о скорости естественного мутационного процесса на разных стадиях сперматогенеза (подробнее о зачатковом отборе смотри нашу работу [13]). В результате действия зачаткового отбора нужно ожидать уменьшения числа пучковых мутаций. Следовательно, даже при равномерном возникновении мутаций на всех этапах сперматогенеза будет создана видимость преимущественного возникновения на поздних стадиях (можно допустить, что даже при преимущественном возникновении мутаций на ранних стадиях гаметогенеза наличие зачаткового отбора может настолько исказить картину, что создается впечатление о преимущественном возникновении мутаций на поздних стадиях).

Поскольку единственной методикой учета стадии возникновения мутаций является установление, появилась ли она как единичная или как пучковая, то вопрос о возможно искажающем влиянии зачаткового отбора имеет серьезное значение. Для ответа на вопрос, не является

ли относительно малое число пучковых леталей результатом зачаткового отбора, мы обратились к изучению характера возникновения аутосомных рецессивных летальных мутаций, так как для последних зачатковый отбор не может иметь места. Методика изучения частоты возникновения аутосомных рецессивных мутаций изложена нами подробно в других работах [17, 9] и здесь мы останавливаться на ней не будем. Полученные данные по характеру возникновения летальных рецессивных мутаций во второй хромосоме сведены в табл. 2.

Таблица 2

Частота обнаружения единичных и пучковых спонтанных рецессивных летальных мутаций во второй хромосоме у самцов Drosophila melanogaster

Характер возникновения мутаций	Число исследованных хромосом	Число найденных мутаций	Процент найденных мутаций	Соотносительная частота обнаружения пучковых и единичных мутаций
Единичные	4 958	21	0,42	1 : 2,6
Пучковые	4 958	8	0,16	

Согласно приведенным данным (табл. 2), частота возникновения пучковых мутаций примерно в два с половиной раза меньше, чем единичных. Таким образом, можно заключить, что малый удельный вес пучковых мутаций не может быть отнесен за счет зачаткового отбора. Это отнюдь не означает, что зачатковый отбор не имеет места; наоборот, сравнение данных по аутосомным рецессивным мутациям со сцепленными с полом дает основание предполагать его наличие. Как можно видеть из сравнения материалов, приведенных в табл. 1 и 2, удельный вес пучковых мутаций в случае сцепления их с полом значительно меньше, чем аутосомных. В то время как у сцепленных с полом мутаций пучковые составляют менее одной десятой части от единичных, у аутосомных мутаций пучковые составляют примерно половину (или треть) от единичных.

Еще одним, правда более косвенным, подтверждением наличия зачаткового отбора являются данные по частоте мутирования самок на разных стадиях овогенеза. До настоящего времени вопрос о частоте естественного мутирования на разных стадиях гаметогенеза самок D. melanogaster не был изучаем. Здесь нами приводятся данные по частоте возникновения единичных и пучковых сцепленных с полом летальных мутаций у самок. Методика исследования опубликована в более раннем сообщении [15]. Полученные результаты сведены в табл. 3.

Таблица 3

Частота обнаружения единичных и пучковых спонтанных сцепленных с полом летальных мутаций у самок Drosophila melanogaster

Характер возникновения мутаций	Число исследованных хромосом	Число найденных мутаций	Процент найденных мутаций	Соотносительная частота обнаружения пучковых и единичных мутаций
Единичные	16 069	33	0,20	1 : 1,6
Пучковые	16 069	21	0,13	

Как видно из приведенных данных (табл. 3), частота пучковых мутаций у самок, так же как и у самцов, меньше, чем единично возникающих. Причины, которые могут приводить к пониженной частоте

появления пучковых мутаций у самок, те же, что и у самцов, за исключением зачаткового отбора и полиспермии. Другими словами, и здесь, в случае самок, мы сталкиваемся с вопросом о том, можно ли рассматривать бо́льшую частоту появления единичных мутаций, чем пучковых, как следствие более высокой мутабильности поздних стадий гаметогенеза. Правда, здесь в качестве возможно затемняющих истинную картину мутационного процесса выступают всего лишь два фактора: случайность выборки и время, необходимое на прохождение различных стадий гаметогенеза. Поскольку мы наблюдаем относительно более редкое появление пучковых мутаций у самок, можно заключить, что аналогичное явление у самцов не может быть объяснено только наличием зачаткового отбора. Данные, полученные по самкам, полностью в этом отношении подтверждают вывод, сделанный при изучении аутосомных мутаций у самцов. Точно так же как и в этом случае, сопоставление числа пучковых и единичных мутаций, возникших у самок и самцов, приводит к выводу, что известное значение в понижении числа пучковых мутаций зачатковый отбор все же имеет. На основании сопоставления этих же данных можно сделать вывод, что полиспермия, если и играет роль в понижении числа пучковых мутаций у самцов, то отнюдь не решающую.

Сравнение результатов, полученных у самок и самцов, имеет до известной степени ограниченное значение, оно правильно лишь постольку, поскольку мы допускаем возможность сходства в изменении мутабильности половых клеток обоих полов на разных стадиях гаметогенеза. Последнее отнюдь не является обязательным, и можно представить себе такое положение, при котором мутабильность половых клеток у обоих полов на сходной стадии гаметогенеза окажется различной. Но все же, несмотря на известную условность выводов, делаемых на основании сравнения самок и самцов, мы считаем их правильными, хотя бы уже потому, что они находятся в полном согласии с данными по аутосомным мутациям у самцов.

Таким образом, на основании сравнения, с одной стороны, мутаций, сцепленных с полом у самцов, и с другой — аутосомных мутаций, возникающих также у самцов, и сцепленных с полом у самок, можно сделать вывод, что уменьшение числа пучковых мутаций, по сравнению с единичными, не может быть объяснено исключительно наличием зачаткового отбора или полиспермии. Необходимо, следовательно, сделать выбор между следующими тремя факторами, могущими определить малую частоту нахождения пучковых мутаций: различная мутабильность клеток, находящихся на разных стадиях гаметогенеза, случайность выборки и влияние фактора времени. Для выяснения, какая из трех названных причин приводит к уменьшению удельного веса пучковых мутаций, мы избрали иную методику, сводившуюся к следующему: изучалась частота возникновения сцепленных с полом и аутосомных летальных мутаций у самцов, предварительно просидевших 20—25 дней с самками, и также частота возникновения того же типа мутаций в сперматозоидах, хранившихся в сперматеках самок. Известно, что сперматогенез осуществляется в течение относительно длительного периода жизни самцов и если последние регулярно копулируют с самками, то запас сперматозоидов пополняется за счет вновь образовавшихся. Самцы, сидящие в течение 20—25 дней с самками и расходующие сперму, непрерывно пополняют ее запас (согласно нашим специальным данным, на которых мы здесь не останавливаемся, в условиях проводившихся экспериментов гаметогенез у самцов в возрасте 20—25 дней не прекращался); к концу срока хранения имеющиеся у самца сперматозоиды явно недавнего происхождения.

Серия экспериментов, где хранение половых клеток проводится в

сперматеках самок, дает ответ о темпе мутирования на стадии сперматозоида, тогда как серия со стареющими самцами указывает темп мутирования в клетках, находящихся на относительно более ранних стадиях сперматогенеза. Таким образом, частота возникновения мутаций в названных двух сериях позволит ответить на вопрос, можно ли считать клетки, находящиеся на разных стадиях гаметогенеза, имеющими разную мутабильность или нет. Принятая методика полностью элиминирует влияние таких факторов, как случайность выборки, различие во времени, требуемом на прохождение разных стадий гаметогенеза, и, наконец, влияние полиспермического оплодотворения.

Влияние случайности выборки в том виде, в каком мы ее рассматривали выше, могло сказаться на результатах исследования только при условии разграничения мутаций на единичные и пучковые; поскольку при новой методике это разделение отсутствует, постольку и нет основания считаться с возможностью этого влияния.

Влияние полиспермического оплодотворения не может иметь место при избранной методике в силу того, что даже при условии бо́льших шансов попадания в одну яйцеклетку близко родственных сперматозоидов это увеличение шансов относится в одинаковой мере как к случаям, когда мутация возникла, так и к тем, когда ее нет. Само собой ясно, что полностью элиминируется при избранной методике также влияние различия во времени, требуемом для прохождения различных стадий гаметогенеза.

Преимущество используемого метода, как мы видим, вытекает из применения нового критерия для определения, на какой стадии гаметогенеза возникла мутация.

Для исследования были взяты нормальные самцы и скрещены с самками *ClB*, с которыми они находились в течение двух дней. Через два дня самцы отсаживались от самок и помещались в культуры с новыми самками. После отсадки самцов самки *ClB* хранились в течение 20 дней. Отсаженные самцы каждые пять дней пересаживались к новым самкам (самки, используемые при хранении самцов, не анализировались). По прошествии 20 дней обычным методом анализировалось число летальных сцепленных с полом мутаций, имеющихся в сперматозоидах, сохранявшихся в сперматеках самок *ClB* и у самцов. Весь эксперимент, начиная от постановки культур для получения самцов, предназначенных к хранению, и кончая завершением срока хранения, проводился при температуре 18—20° С. Аналогичная методика была принята для учета возникновения летальных мутаций во второй хромосоме. Некоторое отклонение заключалось лишь в том, что скрещивание самцов *Cy*/+ с самками *Cy*/*L* проводилось индивидуально в целях отличия случаев возникновения мутаций от случаев начального заражения культуры [17]. Самок и самцов хранили в течение 25 дней.

Данные, полученные как по летальным мутациям, сцепленным с полом, так и аутосомным, сведены в табл. 4.

Как видно из приведенных в таблице данных, частота обнаружения мутаций примерно одинакова как в сериях, где хранились самки, так и в сериях, где хранились самцы.

Наблюдающиеся различия не имеют статистической достоверности. Отсюда можно сделать вывод, что частота возникновения мутаций на разных стадиях гаметогенеза примерно одинакова. Если и существует в этом отношении некоторое различие, то оно настолько невелико, что не может быть уловлено используемой методикой [1].

[1] Делаемый вывод не исключает возможности нахождения особых, генотипически обусловленных случаев, когда будет иметь место преимущественное возникновение мутаций на определенной стадии гаметогенеза, как это наблюдается, например, для некоторых мутабильных генов (Демерек, Demerec [4] и др.).

Таблица 4

Частота обнаружения спонтанных летальных мутаций в мужских половых клетках при хранении их в сперматеках самок и при старении самцов у Drosophila melanogaster

Исследуемая хромосома	Хранение проводилось у:	Время хранения в днях	Число исследованных хромосом	Число найденных мутаций	Процент найденных мутаций
Половая	♀♀	20	5 880	22	0,37
	♂♂	20	6 410	18	0,28
Вторая	♀♀	25	2 686	18	0,63
	♂♂	25	4 830	24	0,50

Таким образом, приведенные в табл. 4 материалы резко противоречат выводам, делаемым на основе сопоставления частоты единичных и пучковых мутаций. Окончательное заключение как о темпе мутационного процесса на разных стадиях гаметогенеза, так и о причинах, обусловливающих малую часть нахождения пучковых мутаций по сравнению с единичными, может быть сделано лишь путем сопоставления всей совокупности приведенных в статье материалов. Как указывалось выше, можно насчитать пять наиболее вероятных причин малой частоты нахождения пучковых мутаций по сравнению с единичными. На основании имеющихся в нашем распоряжении материалов можно дать следующие оценки каждой из этих причин.

1. Частота естественного мутирования примерно одинакова на всех стадиях гаметогенеза и поэтому различие в мутабильности не может быть привлечено для объяснения большей встречаемости единичных мутаций, чем пучковых.

2. Зачатковый отбор сцепленных с полом мутаций имеет место в гаметогенезе самцов, но эффективность его не настолько велика, чтобы он мог быть целиком ответственным за относительно малую частоту нахождения пучковых мутаций.

3. Влияние случайности выборки (в том ее понимании, о котором говорилось выше), хотя и не является экспериментально доказанным, но априори весьма вероятно. Однако отнести столь резкое различие в частоте пучковых и единичных мутаций исключительно за счет этой одной причины явно невозможно.

4. Необходимость большего времени на прохождение половыми клетками поздних стадий гаметогенеза, по сравнению с более ранними (под клетками, находящимися на поздних стадиях гаметогенеза, мы понимаем такие, которые в дальнейшем не будут редуплицированы, в силу чего мутации, возникшие в них, представлены как единичные), не вызывает особых сомнений, особенно в отношении овогенеза. Как известно из исследования ряда объектов, в процессе овогенеза особенно продолжительна стадия роста и последующие за ней стадии.

Поскольку, как мы указывали выше, показано, что мутации возникают пропорционально длительности жизни клеток, есть все основания считать, что продолжительность времени, требуемая на прохождение поздних стадий гаметогенеза, обусловливает относительно бо́льшую частоту обнаружения единичных мутаций у самок. У самцов анализируемый фактор, вероятно, имеет относительно меньший удельный вес.

5. Полиспермия, возможно, также является одним из факторов, обусловливающих малую частоту нахождения пучковых мутаций у самцов D. melanogaster. Правда, прямых экспериментальных доказательств роли полиспермии нет, но в качестве косвенного доказательства может быть приведен факт относительно меньшей частоты нахождения пучковых аутосомных мутаций у самцов в сравнении с таковыми у самок.

Таким образом, общий вывод сводится к следующему. Частота возникновения спонтанных мутаций примерно одинакова на всех стадиях гаметогенеза, меньшая распространенность пучковых мутаций обусловлена совокупным действием таких факторов, как полиспермия, зачатковый отбор (для рецессивных сцепленных с полом и аутосомных доминантных мутаций), большее время, требуемое на прохождение поздних стадий гаметогенеза, и случайность выборки.

В заключение кратко остановимся на сравнении данных, полученных нами по частоте естественного и индуцированного рентгеновскими лучами возникновения мутаций на разных стадиях гаметогенеза.

Согласно данным настоящей работы, частота естественного возникновения мутаций на разных стадиях гаметогенеза примерно одинакова, в то время как под влиянием рентгеновских лучей наиболее часто возникают мутации в сперматозоидах и готовых к оплодотворению яйцеклетках [12, 16]. Установленное отличие в закономерности естественного и индуцированного мутационного процесса является еще одним доказательством того, что коротковолновая радиация не является тем источником энергии, который определяет наблюдающийся в природе темп естественного мутирования. Закономерности естественного мутационного процесса создавались в процессе исторического развития в строгом соответствии с окружающими организм внешними условиями; достаточно резкое изменение этих условий неминуемо должно приводить к нарушению этих закономерностей. Из приводимого сопоставления очевидно, что рентгеновские лучи, являясь необычным в природных условиях фактором, не только увеличивают частоту возникновения мутаций, но нарушают слаженный ход естественного мутационного процесса, создавая новые, качественно отличные закономерности течения этого процесса. Одной из особенностей индуцированного рентгеновскими лучами (в отличие от естественного) мутационного процесса является необычайно частое возникновение хромосомных аберраций. Поскольку показано, что хромосомные аберрации преимущественно возникают в сперматозоидах [12], есть основание полагать, что наблюдающееся различие в темпе естественного и индуцированного мутационного процесса на разных стадиях гаметогенеза в значительной мере есть различие в закономерности возникновения точковых мутаций и хромосомных аберраций.

Выводы

1. Частота обнаружения пучковых сцепленных с полом летальных мутаций у самок и самцов меньше, чем единичных (см. табл. 1, 3).

2. Частота обнаружения пучковых аутосомных летальных мутаций у самцов меньше, чем единичных (см. табл. 2).

3. За время длительного хранения половых клеток на стадии сперматозоидов (хранение спермы в сперматеках самок) и на более ранних стадиях гаметогенеза (хранение самцов) возникает примерно одинаковое количество мутаций (см. табл. 4).

4. На основании полученных фактов делаем следующие заключения:

а) Частота естественного возникновения мутаций на разных стадиях гаметогенеза примерно одинакова.

б) Меньшая частота обнаружения пучковых мутаций, по сравнению с единичными, у самок, в основном, обусловлена бо́льшим временем, требуемым на прохождение поздних стадий гаметогенеза (стадия роста и последующие).

с) Меньшая частота обнаружения пучковых мутаций, чем единичных, у самцов обусловлена совокупностью причин, из которых важнейшие следующие: зачатковый отбор (для рецессивных мутаций, сцеп-

ленных с полом, и доминантных аутосомных), наличие полиспермии, большее время, требуемое для прохождения поздних стадий гаметогенеза, случайность выборки.

Каждая из названных причин сама по себе играет относительно малую роль и, взятая в отдельности, не может вызвать меньшую частоту обнаружения пучковых мутаций по сравнению с единичными.

Литература

1. Altenburg E., Биологический журнал, т. V, вып. 1, 1936.— 2. Bridges C. B. Proc. Soc. Exper. Biol. and Med., v. 17, 1919.— 3. Ward, Genetics, v. 20, No. 4, 1935.— 4. Demerec M., J. Genet., v. 24, No. 2, 1931.— 5. Harris B. B., Journ. of Hered., v. 20, 1929.— 6. Muller H. I., The Journal of Exper. Zool., v. 31. No 4, 1920 — 7. Muller H. I. and Mott-Smith L. M., Proc. Nat. Acad. Sci., 1930.—8. Нейгауз М., Доклады Академии Наук СССР, т. I, № 8, 1936.—9. Серебровская Р. И. и Шапиро Н. И. Доклады Академии Наук СССР, т. II, № 5—6, 1935.—10. Timofeeff-Ressovsky N. W., Ergebnisse der medizinischen Strahlenforschung, 1931.—11. Timofeeff-Ressovsky N. W., Zeitschr. f. ind. Abstamm. u. Vererbungsl., Bd. LXX. H. 1 : 1, 1935.—12. Шапиро Н. И., Журнал экспериментальной биологии, т. VII, вып. 3, 1931.—13. Шапиро Н. И., Доклады Академии Наук СССР, т. II, № 3, 1936.— 14. Шапиро Н. И., Доклады Академии Наук СССР, т. XX, № 9, 1938.—15. Шапиро Н. И. и Волкова К. В., Биологический журнал, т. VII, вып. 3, 1938.— 16. Шапиро Н. И. и Нейгауз М., Биологический журнал, т. II, вып. 4—5, 1933.— 17. Шапиро Н. И. и Серебровская Р. И., Доклады Академии Наук СССР, т. IV, № 4, 1934.

STUDIES OF THE NATURAL PROCESS OF MUTATION
III. RATE OF MUTATION IN DIFFERENT STAGES OF GAMETOGENESIS IN DROSOPHILA MELANOGASTER

N. I. SHAPIRO

Zoological Institute of the State University of Moscow

Summary

1. The frequency of detection of reduplicated (bundle) sex-linked lethal mutations in females and males is smaller than that of isolated mutations.

2. The frequency of detection of reduplicated autosomal lethal mutations in males is smaller than that of isolated lethals.

3. During prolonged keeping of sex cells on spermatozoon stage (keeping of sperm in females spermathothecae) and on earlier stages of gametogenesis (keeping of males) there arises approximately a similar number of mutations.

4. On the basis of the data obtained in the present investigation following conclusions are drawn:

a) The natural mutation rate on different stages of gametogenesis is approximately the same.

b) The lower frequency of detection of reduplicated mutations as compared to isolated ones in females is chiefly depending upon a greater time required for the course of the late stages of gametogenesis (the stage of growth and subsequent stages).

c) The lower frequency of reduplicated mutations as compared to isolated ones in males is depending on several causes, the chief of which are as follows: germinal selection (for recessive sex linked and dominant autosomal mutations), the existence of polyspermy, a greater time required for the course of late stages of gametogenesis, the randomness of test.

Each of the causes mentioned taken separately plays comparatively no important rôle and cannot produce the observed effect, i. e. the lower frequency of occurence of reduplicated mutations as compared to isolated ones.

ЗООЛОГИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ
ТОМ XXIV 1945 ВЫП. 6

О МОРФОЛОГИЧЕСКИХ РЕДУКЦИЯХ КОПУЛЯТИВНОГО АППАРАТА ПЧЕЛИНЫХ (HYMENOPTERA, APOIDEA)

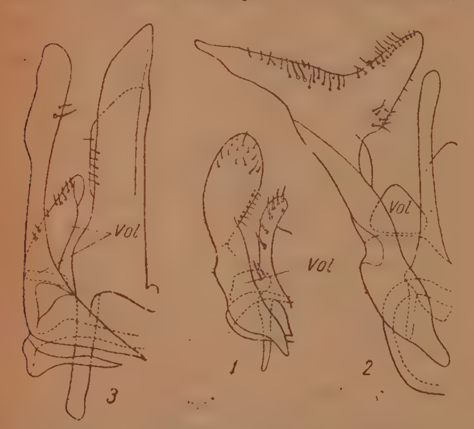
В. В. ПОПОВ
Зоологический институт Академии Наук СССР (директор — акад. Е. Н. Павловский)

Процессы морфологической редукции некоторых частей копулятивного аппарата пчелиных были известны ранее. И уже при беглом просмотре строения копулятивного аппарата перепончатокрылых вообще, при оценке основных этапов его эволюции легко убедиться в том, что исследователь сталкивается здесь именно с редукциями, а не с чем-либо иным. В новейшей работе Снодграса (Snodgrass [40]), основанной на сравнительно-морфологическом анализе всего отряда Hymenoptera, эти процессы отмечены достаточно обстоятельно. Однако совершенно необходим ряд дополнительных замечаний о наличии и особенностях редукции volsellae и sagittae у некоторых групп пчелиных.

Развитие volsellae [по Дюфуру (Dufour), или valva interna, по Цандеру (Zander)] является наиболее характерной особенностью копулятивного аппарата перепончатокрылых: по Снодграсу [40], volsella не имеет соответствующих частей (counterparts) в копулятивном аппарате других насекомых, за исключением, быть может, неотдифференцированных вентральных лопастей phallus'a Orthoptera. По Беккеру (1925), volsellae есть телоподиты (trochanter или trochanter и femur) конечностей девятого сегмента, гомологичные парамерам Thysanura. Если придерживаться весьма подкупающей теории происхождения копулятивного аппарата и яйцеклада (жалоносного аппарата) от абдоминальных конечностей, то, очевидно, гомологизация volsella не вызовет затруднения в подавляющем большинстве случаев. По Махотину [7], которому автор обязан рядом дружеских критических замечаний по настоящей статье, треугольные склериты девятого сегмента самца стрекоз являются телоподитами абдоминальной ножки и, следовательно, гомологичны volsella перепончатокрылых.

Типичная volsella состоит из трех частей: базальной lamina volsellaris (basivolsella Peck [27]) и двух свободных дистальных лопастей, одна из которых, являющаяся непосредственным продолжением базальной пластинки, есть cuspis volsellaris (distivolsella Peck [27]), а вторая — подвижная, прикрепленная перед вершиной lamina volsellaris — digitus volsellaris (lacinia Thomson [41]; pièce en tréluchet Boulangé [18]; gonolacinia Peck [27]; sagitta Platt [37]. Анатомически volsella есть вентральный склерит caulis (pièce complémentaire Boulangé [18], а digitus и cuspis — copulatory ossiclès Crampton [21]). Сильная и сложная мускулатура volsella указывает, что этот орган является важным элементом копулятивного аппарата. Согласно Пеку [27], у наездника Angitia fenestralis volsellae служат при копуляции для поддержания перепонки близ vulva самки. Однако у пчелиных volsellae всегда достаточно малы, если присутствуют, или вообще не развиты; очень часто за volsellae у пчелиных ошибочно принимают лопасти парамер (stipites).

Редукция volsellae является основным доказательством морфологического упрощения копулятивного аппарата пчелиных в процессе эволюции группы. Более развитые volsellae характерны для низших пчелиных (Prosopidae, Colletidae, Diphaglossidae, Fideliidae, Oxaeidae, Andrenidae, Panurgidae), наряду со сложным строением стернитов VII и VIII и некоторыми другими признаками. Среди высших пчелиных volsellae сильно редуцированы, например у семейств Nomadidae, Melectidae, большинства представителей Megachilidae, и отсутствуют полностью у некоторых Megachilidae и Anthophoridae, а также у всех представителей Xylocopidae, Meliponidae, Apidae. Снодграс полагает, что в семействе Megachilidae volsellae не развиты. То, что трактуется большинством авторов как volsellae, есть простые вентральные выросты или лопасти (ventral lobes) stipites, вполне аналогичные подобным же вентральным лопастям stipites различных групп перепончатокрылых. У Anthidium porterae Ckll. эти лопасти, например, почти равны по длине stipites собственно (Isensee [23]). Решающим доводом для Снодграса является то обстоятельство, что эти лопасти совершенно не отделены от sripites (entirely continuous with the parameral plates) и лишены (not provided) мускулатуры. Эти соображения Снодграса не являются убедительными и, повидимому, обусловлены тем, что Снодграс не располагал достаточным материалом; так, им изучены только восемь видов, относящихся к семи родам. Ссылка Снодграса на выросты stipites у Triepeolus concavus (Cress.) не представляется убедительной. На рисунке видны следы отделения volsella у представителей подсемейства Anthidiinae, где можно найти все возможные случаи — от полной редукции volsella до значительного ее развития, обособления от stipites и первичного расчленения на два склерита (lamina и cuspis volsellaris и digitus volsellaris).



Копулятивные аппараты различных Anthidiinae. Левая половинка (дорзально) копулятивного аппарата Pseudoanthidium alpinum F. Mor. (*1*), Paraanthidium interruptum F. (*2*) и Dianthidium sayi Ckll. (*3*), Vol.—Volsella.

Кроме приведенных далее конкретных указаний на строение копулятивного аппарата различных Anthidiinae, соответствующие указания для подсемейств Megachilinae, Osmiinae, Dioxynae и немногих представителей Anthidiinae можно найти в работах Сандерса (E. Saunders [37]), Радошковского (Radoszkowski [33, 34]), Шварца (H. F. Schwarz [39]), Кокерелла (Cockerell [19, 20]), Попова [12], Митчелла (Mitchell [25]) и др. Среди Anthidiinae volsella отсутствует у родов Anthodioctes Holmb. и Hypanthidium Ckll. У представителей рода Anthidium Ckll. volsellae достаточно хорошо развиты и обособлены у группы A. strigatum Panz. (Попов [11]) и слиты по внешней стороне со stipites у группы A. robertsoni Ckll. (Rayment [35]). Резко обособленная volsella отмечена у представителей Rhodanthidium Isensee (R. siculum Spin., Isensee [23]), Callanthidium Ckll. (C. conspicuum Cress. и C. illustre Cress., ibid.), Pseudanthidium Friese (P. alpinum F. Mor.), Paranthidium Friese (P. interruptum F.); сравни P. ovatum Cam., Mavromoustakis [24]; очень сильно редуцирована, но ясно обособлена volsella у рода Notanthidium Isensee (N. steloides Gay,

Isensee [23]). Ясно обособленные и двухчленистые volsellae характеризуют многих Stelidini, например Stelidomorpha nasuta Latr. и Stelis signata Latr. (Попов [9]), S. laticincta Cress. (Popov [30]), S. hubficornis F. Mor., S. odontopyga, S. simillima F. Mor. (Попов [9]). Кроме того, почти все остальные виды Stelidini обладают утолщенной и продольно ребристой volsella, что также можно рассматривать как одно из доказательств морфологической истинности volsella у Anthidiinae и трактовать этот киль как «internal longitudinal ridge» Снодграса [40] (см. также [9, 29, 30]). Следы двухчленистости volsella видны даже у видов рода Dianthidium Ckll. (D. sayi Ckll.; сравни Isensee [23]; D. pudicum Cress. и D. sinapium Ckll., ibid; D. parvum Cress. v. swenki Schwarz, D. ulkei Cress. v. riparii Schwarz, D. pudicum Cress. v. consimile Ashm., D. dubium Schwarz, Schwarz [38]). Другая картина отмечена у рода Archianthidium Mavromoust.; здесь, несмотря на необычайное развитие volsellae, равных по длине всем stipites, они сильно хитинизованы и не обособлены от последних (A. pubescens F. Mor., A. laticeps F. Mor. и A. atlanticum ibericolum Mavromoust., Mavromoustakis, 1939); возможно, что у этого рода истинная volsella отсутствует, а налицо лишь вентральные лопасти Снодграса, хотя это и представляется мне мало вероятным. Вопрос о соответствующей мускулатуре, ее наличии или отсутствии является решающим. Однако и сам Снодграс указывает, что во многих случаях отмечена сильная редукция мускулатуры, что, например, даже подвижный digitus у большинства видов не имеет соответствующего прямого мускула, что иногда volsellae соединены с соответствующими парамерами или даже полностью включены в них.

Обособление боковых частей phallus приводит к образованию так называемого aedeagus, в котором боковые лопасти (penis valves, или lateral plates) образуют свободные подвижные части аппарата, так называемые sagittae. При редукции или полном исчезновении volsellae sagittae могут замещать первые. Однако происхождение sagittae легко установить благодаря наличию мускулатуры базальных выростов (Snodgrass [40]) или особенностям их положения вокруг ductus ejaculatorius (Zander [42]). Снодграс указывает, что в семействах Andrenidae, Megachilidae и Apidae sagittae не отделены от penis собственно (median penial lobe), но справедливо воздерживается от систематического сближения или объединения этих семейств в одно целое. «Однако,— пишет Снодграс,— упомянутый факт достоин внимания, так как неясно, как эти группы могли обособленно вернуться к общему состоянию». Таким образом, согласно Снодграсу, в этих трех семействах наблюдается независимая редукция sagittae.

Но подобное слияние sagittae с penis отмечено также для ряда других групп пчелиных, например для семейства Oxaeidae (Попов, 1941), а также родов Osiris F. Smith (Попов [13]), Pasites Jur. (Radoszkowski [32]; Попов [8]), Morgania F. Smith (Popov [28]), Schmiedeknechtia Friese и Neopasites Ashm. (Holcopasites Ashm.) (Попов [10]), т. е. триб Osirini, Ammobatini и Neopasitini семейства Nomadidae (s. l.) современных систематиков, искусственность которого совершенно очевидна, так как одна часть его представителей отчетливо тяготеет к семейству Anthophoridae, другая — весьма вероятно к семейству Panurgidae (Grütte [22]), а родственные связи ряда групп вообще не ясны. Следовательно, можно считать, что редукция sagittae и возврат к прежнему общему состоянию отмечены среди представителей или дериватов семейств Oxaeidae, Andrenidae, Panurgidae (?), Nomadidae, Megachilidae и Apidae, т. е. среди низших и высших групп пчелиных, среди форм одиночных и социальных, непаразитических и паразитических. И систематическое положение этих семейств и особенности их биоло-

гии действительно наводят на мысль о независимых и разновременных процессах редукции sagittae и разных конкретных причинах, их обусловивших.

Паразитическим пчелиным свойственны вообще многие и разнообразные редукции. Поэтому у представителей Nomadidae и возможных паразитических Panurgidae редукцию sagittae тоже можно пытаться связать с их образом жизни. Следует помнить также, что для большинства паразитических пчелиных характерна очень слабая хитинизация копулятивного аппарата при очевидном утолщении хитиновых покровов тела, жалоносного аппарата и усилении его мускулатуры, укреплении сочленений между отдельными сегментами и частями тела и т. д. (см., например, Richards [36] для пары Psithyrus Lep. — Bombus Latr.). Повидимому, все это есть проявление так называемого закона или принципа заимствования или уравновешивания В. Гёте (1795, 1820) (цит. по Лихтенштадту [5]) или принципа компенсации Ч. Дарвина [2, 3], сущность которого выражается в том, что в онтогенезе, при чрезмерном развитии одних органов или частей органов, материал для их развития заимствуется из других соседних (см. также Матвеев [6]).

Для семейства Apidae (s. str.) характерна максимальная среди пчелиных вообще редукция ectophallus. Следует помнить, что у Meliponidae,— другого общественного семейства пчелиных,— также наблюдается тенденция к редукции копулятивного аппарата (например вершинных частей stipites, базального кольца и т. д.). Эти редукции копулятивного аппарата самца можно поставить в прямую связь с колоссальным развитием яичников самки. Эта мысль не нова; ее высказывал, например, Федотов [16] для объяснения редукции крыльев самки зимней пяденицы (Operoptera brumata L.); у него же можно найти указания на работы других авторов над различными энтомологическими объектами, приведшие их к сходным же объяснениям (Kemel, 1898; Haas, 1914; Cretschmar, 1928; Mercier, 1928 и др.). Очень интересны также экспериментальные данные Рапопорта [15] о превращении презумптивного материала крыла в mesonotum у Diptera. Однако в случае с Apis корреляционная цепь изменений более сложна, охватывает оба пола и является не результатом действия принципа заимствования, как у большинства паразитических пчелиных, а следствием той сложной корреляционной зависимости, которая существует между половыми органами обоих полов и вызывается адаптацией самца к изменениям половых органов самки. Связи эти сложны и осуществляются по схеме: энтосоматические-эктосоматические органы самки — эктосоматические-энтосоматические органы самца. Искусственный отбор также несомненно способствовал дальнейшему увеличению плодовитости самок и расширению политрофизма рабочих особей домашней пчелы; не следует забывать также о значительном недоразвитии яичников рабочих особей. Пожалуй можно сказать, что среди всех домашних животных медоносная пчела испытала наибольшие изменения и редукции половой сферы. Это, несомненно, объясняется не только тем, что среди них она является единственным общественным животным, но и последующим совпадающим действием методического отбора. Благодаря этому медоносную пчелу нельзя с полной достоверностью поставить в прямую связь ни с каким другим родом пчелиных [1]. Если, как было указано ранее, редукция некоторых частей копулятивного аппарата

[1] Заключение автора, что редукция полового аппарата у медоносной пчелы есть результат доместикации, спорно. За исключением американских, итальянских пчел, пчел Швейцарии и отчасти Германии, размножение пчел идет вне контроля со стороны человека. У Apis indica, вида, живущего и в диком состоянии, редукция примерно такова же, что у A. mellifera. (*Ред.*)

отмечена и среди Meliponidae, то она, будучи значительной, все же неизмеримо меньше, чем у медоносной пчелы. У медоносной пчелы она столь сильна, что даже лишает возможности установить естественное положение семейства Apidae в системе пчелиных, основанной, в первую очередь, на строении копулятивного аппарата самцов. Все системы, сближающие Apidae с двумя другими семействами общественных пчелиных — Meliponidae и Bombidae,— не выдерживают критики, хотя именно это сближение до сих пор фигурирует во всех новейших учебниках и руководствах по пчеловодству (Комаров и Губин [4]; Губин, Ковалев, Комаров, Таранов и Темнов [1]). Meliponidae, несомненно, близки к подсемейству Anthidiinae — одной из исходных ветвей семейства Megachilidae, а Bombidae — к некоторым группам антофоридного комплекса, т. е. к двум совершенно различным основным ветвям высших пчелиных.

Процессы слияния sagittae с penis у представителей семейств Oxaeidae, Andrenidae и Megachilidae не могут быть объяснены подобными соображениями. Первые два семейства принадлежат к низшим пчелиным, у которых, как правило, копулятивный аппарат развит наиболее полно. Семейству Megachilidae, наоборот, свойственен вообще ряд редукций, например полная или почти полная редукция стернита VII и volsellae, сильная редукция базального кольца, а в паразитическом подсемействе Dioxynae — самая значительная среди пчелиных редукция жалоносного аппарата самки.

Семейство Oxaeidae является весьма вероятным дериватом семейства Diphaglossidae, широко распространенного в Южной Америке и Австралии и представленного там довольно значительным количеством родов и видов.

Семейство Andrenidae близко к современному семейству Panurgidae [в составе семейств Dufouroidae, Macropididae (Ctenoplectridae) и Panurgidae (s. str.) ряда авторов]. Характерной чертой Panurgidae (s. l.) является наличие значительного числа небольших родов с преобладающим количеством моно- и олиготрофных форм. Семейство Andrenidae, наоборот, включает немногие роды, в том числе преимущественно голарктический широко распространенный род Andrena F. (s. l.) с более чем 2000 видов. Линейное расположение семейств в системе пчелиных, принятой современными авторами, естественно, не отражает сложности исторического развития группы. Необычайное видовое богатство Andrenidae, слабая дифференциация его видов, их широкий географический ареал, обыденность многих форм и их резко выраженный политрофизм,— все это наводит на мысль о филогенетически недавнем происхождении семейства. К сожалению, палеонтологические свидетельства крайне ничтожны и ограничены только немногими третичными ископаемыми. Эти косвенные соображения заставляют предполагать, что и здесь в данном случае исследователь сталкивается с независимым и более поздним появлением редукции в копулятивном аппарате, чем у ряда других групп пчелиных. Интересно отметить, что у Andrenidae редукция затронула только одни sagittae и лишь в слабой степени, как и у Oxaeidae, volsellae, сравнительно более мощное и более полное развитие которых является характерной чертой низших групп, а редукция или полное исчезновение — удел высших. Это говорит не только о независимом появлении редукции, но и о различии самого процесса редукции, захватывающего иногда и в различной степени ряд других частей копулятивного аппарата.

Семейство Megachilidae является другой процветающей группой пчелиных. Подобно Andrenidae, семейство характеризуется наличием обширных и широко распространенных родов со многими сотнями слабо дифференцированных и политрофных видов, сравнительно недавнее

происхождение которых также очевидно. Однако эволюция этой группы протекала более сложно. Семейство распадается на ряд подсемейств, одно из которых (Dioxynae) — чисто паразитическое; налицо также ряд паразитических форм,— в различной степени обособленных,— и среди других подсемейств. Характер гнездования также более разнообразен, чем в семействе Andrenidae. Возможно, следовательно, что семейство Megachilidae филогенетически древнее семейства Andrenidae. Палеонтологические доказательства этого положения отсутствуют, и ископаемые представители Megachilidae отмечены только для третичного периода.

Таким образом, все остальные семейства пчелиных, у которых налицо редукция sagittae, являются филогенетически молодыми и два из них — процветающими в настоящее время.

Эти предполагаемые конкретные обстоятельства, вызвавшие независимую редукцию sagittae, являются лишь проявлением общих причин, которые в процессе эволюции группы привели к появлению различных и многообразных редукций и других морфологических адаптаций. Все они обусловлены двумя последующими ароморфозами (если придерживаться этого термина акад. А. Н. Северцова) в связи с переходом на иной тип питания: потреблением пыльцевых и нектарных запасов мелиттофильной растительности и последующим независимым паразитизмом ряда форм на представителях своей же группы.

Применение модуса ароморфоза к эволюции пчелиных не случайно, хотя, казалось бы, что речь должна итти, прежде всего, об идиоадаптациях А. Н. Северцова — алломорфозе и теломорфозе И. Шмальгаузена. Переход к питанию имагинальных или преимагинальных стадий предков современных пчелиных пыльцой и нектаром мелиттофильных растений («частное приобретение» по терминологии Шмальгаузена) вызвал серьезные морфологические изменения — возникновение грызуще-лижущего ротового аппарата, густого волосяного покрова, ряда физиологических изменений, изменений в особенностях гнездования и т. д., которые, несомненно, привели к значительному расширению среды обитания, резкому повышению численности и жизнедеятельности группы. И. Шмальгаузен [17] справедливо подчеркнул, что нельзя провести резкой грани между явлениями ароморфоза, алломорфоза и теломорфоза. Ароморфоз предков пчелиных с достаточным вероятием может быть отнесен к той группе частных ароморфозов, о которой говорит И. Шмальгаузен. Следует помнить также, что частный ароморфоз предков пчелиных имел далеко идущие последствия для эволюции покрытосемянных мелиттофильных растений и, следовательно, для эволюции всего органического мира.

Явление паразитизма пчелиных есть, прежде всего, явление теломорфоза. Однако, если паразитизм и ведет к значительной утрате пластичности группы, то одновременно переход к паразитизму различных групп пчелиных открывает им определенный путь эволюции, как паразитам некоторых групп перепончатокрылых вообще. Путь этот у пчелиных характерен: от случайного внутривидового паразитизма, от паразитизма однохозяйного к паразитизму на более обширных группах пчелиных, до паразитирования на определенных подсемействах или семействах пчелиных, с одновременным или последующим переходом к паразитированию на неродственных паразитам хозяевах — пчелиных и даже, пока единичному, паразитированию в гнездах других групп жалоносных перепончатокрылых. Паразитизм пчелиных — это паразитизм места и пищи; связь его с хищничеством очевидна, хотя он и сопровождается рядом серьезных морфофизиологических изменений. Таким образом, паразитизм пчелиных намечает дальнейшую эволюцию паразитических форм, их дальнейшее пышное развитие, резко изме-

няет направление эволюции группы в целом и значительно расширяет узкие первоначальные этапы этого внутривидового паразитизма. Явление телеморфоза переплетается здесь с элементами частного ароморфоза, и только в этом смысле и можно говорить о последнем.

Литература

1. Губин А. Ф., Ковалев А. М., Комаров П. М., Тарапов Г. Ф. и Темпов В. А., Пчеловодство, Сельхозгиз, М., 1941.—2. Дарвин Ч., Происхождение видов, Биомедгиз, М., 1937.—3. Дарвин Ч., Изменения животных и растений в домашнем состоянии, Сельхозгиз, М., 1941.—4. Комаров П. М. и Губин А. Ф., Пчеловодство, Сельхозгиз, М., 1937.—5. Лихтенштадт, Гёте. Борьба за реалистическое мировоззрение, Гос. изд., Петербург, 1920.—6. Матвеев, Бюлл. Научно-иссл. ин-та зоологии, МГУ, 2. 1935.—7. Махотин, Зоологический журнал, XIII, 4, 1924.—8. Попов, Ежегодн. Зоол. муз. АН СССР, XXXII, 1932.—9. Попов, Тр. Зоол. ин-та АН СССР, I, 3—4, 1933.—10. Попов, Тр. Зоол. ин-та АН СССР, II, 1. 1934.—11. Попов, Тр. Тадж. базы АН СССР, 5, 1935.—12. Попов, Тр. Зоол. ин-та АН СССР, III, 1936.—13. Попов, Докл. Ак. Наук СССР, XXV, 2, 1939.—14. Попов, Докл. Ак. Наук СССР, XXX, 1, 1939.—15. Рапопорт, Изв. Ак. Наук СССР, Отд. биол. наук, 4, 1942.—16. Федотов, Памяти акад. А. Н. Северцова, Сборн. статей, II, изд. АН СССР, 1940.—17. Шмальгаузен, Пути и закономерности эволюционного процесса, изд. АН СССР, М., 1939.—18. Boulangé, Mém. et Trav. Fac. Cathol., Lille, 28, 1924.—19. Cockerell. Ann. Mag. Nat. Hist., (10), XVI, 1935.—20. Cockerell. African bees of the genera Ceratina, Halictus and Megachile, Brit. Mus. (Nat. Hist.), London, 1937.—21. Crampton. Proc. Ent. Soc. Washington, 21, 1919.—22. Grütte, Arch. f. Naturg., N. F., 4, 4, 1935.—23. Isensee, Ann. Carnegie Mus., XVII, 1927.—24. Mavromoustakis, Ann. Mag. Nat. Hist., (11), III, 1939.—25. Mitchell, Trans. Amer. Ent. Soc., LIX, 4, 1933; LXI, I, 1935; LXI, 3, 1935; LXII. 2, 1936; LXII, 4, 1936; LXIII, 1, 1937; LXIII, 2, 1937; LXIII, 4, 1937.—26. Mitchell, Pan-Pacif. Ent., XIV, 4, 1938.—27. Peck, Canad. Journ. Research, Sec. D., 15, 1937.—28. Popov, Mitteil. Deutsch. Ent. Ges. 4, 5, 1933.—29. Popov, Folia Zool. et Hydrobiol., VII, 2, 1935.—30. Popov, Konowia, XVII, 1938.—31. Pratt, Ann. Ent. Soc. Amer., 32, 1937.—32. Radoszkowski, Bull. Soc. Nat. Moscow, LXI, 1885.—33. Radoszkowski, Horae Soc. Ent. Ross., XX, 1886.—34. Radoszkowski, Horae Soc. Ent. Ross, XXI, 1887.—35. Rayment, A closter of bees. The Endeavour Press, Sydney, 1935.—36. Richards, Trans. Ent. Soc. London, 1927.—37. Saunders, Trans. Ent. Soc., London, 1884.—38. Schwarz, Journ. New York Ent. Soc., XXXVI, 1928.—39. Schwarz. Journ. New York Ent. Soc., XXXIX, 1931.—40. Snodgrass, Smithson. Miscell. Coll., 99, 14, Publ. 3599, 1941.—41. Thomson, Hymenoptera Scandinaviae, Lund., v. 2, 1872.—42. Zander, Zeitschr. wiss. Zool., 67, 1900.

ON THE MORPHOLOGICAL REDUCTION IN THE MALE GENITALIA OF BEES (HYMENOPTERA, APOIDEA)

V. B. POPOV

Zoological Institute of the Academy of Sciences of the USSR

Summary

According to Snodgrass (1941) true volsellae are absent in Megachilidae. On the contrary the author shows that in many species of subfamily Anthidiinae volsellae are present. Snodgrass'ventral lobes of the parameral plates of Megachilidae are true volsellae. In many cases they are not entirely continuous with the parameral plates as in the genus Archimegachile Mavromomoust., being distinctly separated from them (Rhodanthidium Isensee, Callanthidium Ckll., Pseudanthidium Friese, Paraanthidium Friese, Notanthidium Isensee). Sometimes volsella consists of two pieces (lamina and cuspis volsellaris, digitus volsellaris), as in some species of Stelidini, e. g. Stelidomorpha nasuta Latr., Stelis signata Latr., S. laticincta Cress., S. ruficornis F. Mor., S. odontopyga Nosk., S. simillima F. Mor. and S. aculeata F. Mor,; in some species of genus Dianthidium Ckll. the volsellae also consist of two sclerites, e. g. D. sayi Ckll., D. pudicum Cress., D. sinapium Ckll., D. parvum Cress. v. swenki

Schwarz, D. ulkei Cress v. riparii Schwarz etc. Moreover, nearly all other palaerctic species of Stelidini have a distinct longitudinal keel on the inner side of volsella, which is probably homologous to the internal longitudinal ridge mentioned by Snodgrass.

According to Snodgrass (1941) the aedeagus of Megachilidae, as in Andrenidae and Apidae, retains the generalized hymenopterous structure in which its lateral sclerites (the penis valves) are not sufficiently separated from the median part of the organ and form a pair of sagittae. By this structure of the phallus these three families stand apart from all others. The author shows that sagittae are not separated also from the median part of aedeagus in the family Oxaeidae as well as in genera Osiris F. Smith, Pasites Jur., Morgania F. Smith, Schmiedeknechtia Friese and Neopasites Ashm.; these five general belong to the tribes Osirini, Ammobatini and Neopasitini. Thus the undifferentiated sagittae are present in families and Apidae. The families mentioned above belong to higher and lower groups of bees and enclosed social and unsocial forms, free living and parasitic species. The author believes that the causes of reduction of sagittae were different in various groups.

Many reductions are common to parasitic species. The author believes that the reduction of sagittae in Nomadidae and parasitic derivates of Panurgidae are due to the mode of life. Besides slight chitinization of the male genitalia typical to many parasitic forms, is a strong chitinization of the body, strengthening of the sting muscules etc.

The most pronounced reduction of the ectophallus of Apidae is due partially to the development of the femal ovaries.

ЗООЛОГИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ

ТОМ XXIV 1945 ВЫП. 6

ПРИМЕНЕНИЕ МЕТОДА ГАЕВСКОЙ К МАССОВОМУ ВЗВЕШИВАНИЮ И ВЗВЕШИВАНИЮ КРУПНЫХ ВОДНЫХ БЕСПОЗВОНОЧНЫХ

В. Я. ЛЕВАНИДОВ

Кафедра гидробиологии Московского института рыбной промышленности и хозяйства

В основе метода, предложенного Н. С. Гаевской в 1938 г. для определения веса водных организмов, лежит идея замены воды, которую несет на себе животное, раствором какого-либо вещества известной концентрации и определение количества этого раствора по понижению его концентрации.

Указанный метод применялся Н. С. Гаевской в точной и изящной форме для определения веса мелких водных животных (дафнии, циклопы, мелкие Diptera). Вес животного расчислялся по понижению концентрации глюкозы, определявшемуся высокочувствительным микрохимическим методом Хагедорна — Иенсена. Однако самая точность данного метода ограничивает область его применения. Для взвешивания относительно крупных водных беспозвоночных и массового взвешивания (определение биомассы, среднего веса данного вида, популяции и т. д.), когда приходится оперировать с большими количествами жидкости, предстояло несколько видоизменить метод взвешивания.

Автор предлагаемой работы следовал по пути, указанному Н. С. Гаевской [1]: «Глюкозу... можно заменить, конечно, любым другим веществом и приложить на нем принцип, лежащий в основе нашего метода».

От метода объемного анализа при определении концентрации пришлось отказаться, так как погрешности объема обычных пипеток и бюреток снижают точность определения веса до сотых и даже десятых долей грамма, а методы весового анализа слишком кропотливы. Я остановился на подробно разработанном в физике определении удельного веса твердых тел взвешиванием их в пикнометре, с той разницей, что взвешивание в воздухе я заменил взвешиванием в жидкости заданного удельного веса. Таким образом, испытуемые животные дважды взвешиваются: в первый раз в пикнометре, наполненном водой, во второй — в пикнометре с жидкостью иного удельного веса.

Как будет показано ниже, точность взвешивания, при прочих равных условиях, пропорциональна удельному весу данной жидкости. В качестве вещества, обладающего высоким удельным весом, относительной физиологической нейтральностью и практически не вызывающего никаких изменений в содержании воды и солей в теле животного, я избрал сахарозу. Самое взвешивание производится в пикнометре-флаконе с притертой пробкой; очень удобен пикнометр, пробкой которого служит термометр, а для определения объема служит узенькая трубка с меткой, до которой и наливается жидкость.

[1] Зоологический журнал, т. XVII, вып. 1, 1938.

Взвешиваемые животные, после кратковременного нахождения в дестиллированной воде, переносятся в пикнометр, последний заполняется также дестиллированной водой и взвешивается. Затем животных последовательно помещают в 3—4 небольших сосудика с насыщенным раствором тростникового сахара, вследствие чего вода, смачивающая их тело, заменяется концентрированным сахарным раствором. Далее животных вновь переносят в пикнометр, доливают его таким же насыщенным раствором и взвешивают. Все взвешенные мною животные (см. табл. 2) легко переносили 15—25-минутное пребывание в таком растворе.

Вес животного определяется из формулы:

$$V_x = \frac{p_2 - p_1}{d_{сах} - d_{вод}}; \quad P = p_1 - V_x d_{вод},$$

где P — искомый вес животного, p_1 — вес животных и воды в пикнометре, p_2 — вес животных и раствора сахарозы в пикнометре, V — объем пикнометра, V_x— объем жидкости в пикнометре, в который уже помещены животные, $d_{сах}$. и $d_{вод}$ — соответственно удельные веса сахарозы и воды.

Обе последние величины находятся из таблиц с точностью до пятого десятичного знака. Попутно можно простым вычитанием величины V_x из объема пикнометра V вычислить объем животного и, правда только приблизительно, его удельный вес.

В качестве примера привожу протокол из журнала.

Протокол № 4 от 18.IV.1944

Взвешивание 50 экземпляров личинок поденок. Температура воздуха при взвешивании $+11°$. Вес пикнометра — 10,6612 г. Объем пикнометра — 8,3575 см³.

1) Вес пикнометра с поденками, заполненного водой,— 19,0491 г.

2) Вес пикнометра с поденками, заполненного раствором сахарозы,— 21,5610 г.

3) Объем жидкости в пикнометре с поденками:

$$V_x = \frac{21{,}5610-19{,}0491}{1{,}32171-0{,}99952} = 7{,}7957 \text{ см}^3.$$

4) Вес воды в пикнометре с поденками: $7{,}7957 \times 0{,}99952 = 7{,}7919$ г.

5) Вес 50 шт. поденок (P):

$P = 19{,}0491$ г — $10{,}6612$ г — $7{,}7919$ г $= 0{,}5960$ г.

6) Объем 50 шт. поденок ($V_ж$):

$$V_ж = 8{,}3575 \text{ см}^3 - 7{,}7957 \text{ см}^3 = 0{,}5618 \text{ см}^3.$$

7) Средний вес одного экземпляра: 596,0 мг : 50 = 11,9 мг. Средний объем одного экземпляра: 0,5618 см³ : 50 = 0,01124 см³. Удельный вес личинки поденки =

$$= \frac{0{,}5960}{0{,}5618} = 1{,}06.$$

Точность взвешивания в данном случае зависит от погрешностей двоякого рода: от ошибки взвешивания и от погрешности в определении объема пикнометра. Первая составляет для обычных аналитических весов $\pm 0{,}0001$ г, объем же пикнометра может быть определен с точностью до $\pm 0{,}001$ см³.

Отсюда максимальная ошибка определения составляет $\pm 4{,}5$ мг. Однако вероятность получения такой ошибки равна всего 2,5%. Дублируя каждое определение, можно оставаться в пределах более высокой точности. Чем выше вес испытуемого животного, тем ниже относительная погрешность. Это позволяет установить нижнюю границу применимости нашего метода. Для веса в 100 мг ошибка составит в худшем случае $\pm 4{,}5$%. Точность достаточная при определении веса живого организма.

При определении среднего веса данного вида следует брать возможно большее количество особей, так как при определении мы встречаемся с абсолютной ошибкой, величина которой не зависит от веса

животного; так, например, для суммарного веса в 5 г точность определения составит 0,1%.

Для определения веса крупных животных или животных, обладающих широкими округлыми формами (крупные imago водных жуков, некоторые личинки стрекоз, моллюски), можно варьировать предлагаемый метод, определяя не вес животного, а изменение заранее заданной концентрации раствора по изменению его удельного веса с помощью широко известного в физике способа погруженного тела.

Перед тем как перейти к взвешиванию животных, я проконтролировал самый метод взвешивания путем определения веса твердого тела: стеклянная палочка весом 3,0005 г взвешивалась в пикнометре вышеописанным способом. Результаты взвешивания приводятся в табл. 1.

Таблица 1

Результаты взвешивания, в г	Отклонения, в мг
2,9998	— 0,7
3,0002	— 0,3
3,0009	+ 0,4
3,0013	+ 0,8
3,0018	+ 1,3
3,0020	+ 1,5
3,0023	+ 1,8

В табл. 2 приводятся результаты взвешивания некоторых водных животных; для сравнения приводятся и веса их, полученные путем обсушивания. Животные обсушивались, как принято большинством исследователей, до прекращения появления следов воды на фильтровальной бумаге.

Таблица 2

Параллельные определения веса некоторых водных организмов прямым взвешиванием и взвешиванием в пикнометрах

Название животного	I. Вес животного, определенный взвешиванием в пикнометре, в мг: результаты взвешивания	I: среднее из двух определений	II. Вес, полученный прямым взвешиванием, в мг: результаты взвешивания	II: среднее из двух определений	III. Объем животного в см³	IV. Разница между I и II в мг
Личинка стрекозы (Aeschnidae)	184,8 186,4	185,6	200,6 208,9	204,8	0,1754 0,1781	— 19,2
Гладыш (Notonecta glauca)	178,3 176,4	177,4	176,1 184,3	180,2	0,1682 0,1756	— 2,8
Личинки вислокрылок (Sialididae) 27 экземпляров	2296,0 2298,5	2297,8	2621,0 2518,4	2569,7	2,1920 2,1691	—271,9
Личинки поденок (Ephemeroptera) 50 экземпляров	596,0 598,2	597,1	722,5 661,5	692,0	0,5660 0,5808	— 94,9
Водяные ослики (Asellus aquaticus) 50 экземпляров	1007,2 1010,6	1008,9	1138,0 —	1138,0	0,9290 0,9127	—129,1

Как видно из табл. 2, веса, полученные путем обсушивания, отличаются значительно большей разницей между параллельными опреде-

лениями и в общем выше, чем веса, полученные путем взвешивания в пикнометре, что объясняется, повидимому, трудностью полного обсушивания: мельчайшие капельки воды, остающиеся в складках тела животного, на волосках и т. д., ведут к кажущемуся увеличению веса. На этот же факт указывает в цитированной выше статье Н. С. Гаевская.

Следует отметить, что кажущееся увеличение веса закономерно связано со строением тела животного; так, для таких форм, как Notonecta, со сравнительно простым внешним строением, характеризующимся отсутствием внешних жабер и других сложных образований, разница между действительным и кажущимся весом составляет всего 1,5% первого, а для личинки стрекозы 9%.

Особенно велика ошибка при взвешивании после обсушивания для массовых определений; так, при взвешивании личинок поденок ошибка составила 16% истинного веса, при взвешивании водяных осликов 12,8% и т. д.

THE APPLICATION OF GAJEVSKAJA'S METHOD TO LARGE NUMBER WEIGHINGS AND WEIGHINGS OF LARGE WATER INVERTEBRATES

V. J: LEVANIDOV

Departament of hydrobiology, Moscow Institute of Fisheries

Summary

The method which is being recommended now represents an extension of Gajevskaja's method. The animal weight is determined by weighing the animals in equal volumes of two fluids of different specific gravity in a pycnometer. The animal weight is derived from the following formulas:

$$V_x = \frac{p_2 - p_1}{d_{sug.} - d_{wat.}}; \; P_{an.} = p_1 - V_x \cdot d_{wat.}; \; V_{an.} = V - V_x,$$

where V_x — the volume of the fluid in the pycnometer with the animals; $P_{an.}$ and $V_{an.}$ — the weight and the volume of animals; p_1 — the weight of the water and of the animals in the pycnometer; p_2 — the weight of the saccharose solution and of the animals in the pycnometer; V — the capacity of the pycnometer; $d_{sug.}$ and $d_{wat.}$ — the specific gravity of two fluids at a given temperature.

Two fluids were used: water and a saturated solution of saccharose; the last one was chosen because of its specific gravity, its physiological neutrality and the easiness of obtaining. The error of the methods depends upon the error of the pycnometer capacity determination and the error of weighing. The size of the absolute error is equal to ± 4.5 mgr. The method can be used in determining the weight of animals not below 100 mgr. The accuracy of ± 4.5 per cent can be considered as satisfactory for living organisms.

ЗООЛОГИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ
ТОМ XXIV 1945 ВЫП. 6

БИОЛОГИЯ И РАЗВИТИЕ ВАЛДАЙСКОГО И ПСКОВСКО-ЧУДСКОГО СНЕТКОВ

Е. В. ЧУМАЕВСКАЯ-СВЕТОВИДОВА

Зоологический институт Академии Наук СССР (директор — акад. Е. Н. Павловский)

Многие исследователи неоднократно указывали на периодические колебания уловов снётка. Резкое падение снеткового промысла было отмечено на Псковско-Чудском водоеме в 1811 и 1881 гг. («Талабские острова», изд. Псковской губ. земск. управы, 1884), причем указывалось, что в 1881 г. снеток исчез почти совершенно. В 1884 г. уловы снетка начали вновь повышаться. Уменьшение уловов снетка отмечалось около 1900 г. (Самсонов [13]). В 1904 г. положение восстановилось, и снеток ловился опять хорошо. Сильный упадок снеткового промысла на озере Ильмень наблюдался в 1916—1917 гг., в 1918 г. снеток вновь появился в большом количестве. Весной 1919 г. в озере было еще много снетка, но к осени этого года он исчез. В 1920—1922 гг. снеток ловился очень мелкий, а в 1922 г. почти исчез. В 1923 г. наблюдалось новое обильное появление снетка в озере (Домрачев и Правдин [11]). Колебания уловов наблюдались и в последующие годы. То же отмечено для óзер Пруссии (Benecke [1]).

Задачей автора в данной работе было выяснить, играют ли какую-либо роль в колебаниях уловов снетка факторы биологии размножения.

Материал был собран в мае, октябре и декабре 1940 г. на Валдайском озере и в мае 1941 г. на Псковско-Чудском озере.

Литература по развитию Osmerus eperlanus и его подвидов невелика. Первое описание икринок и личинок близкой к снетку корюшки дал Эренбаум (E. Ehrenbaum [4]). Позднее П. С. Самсоновым [13] были проведены наблюдения над развитием икры снетка, взятой из ризца на Псковско-Чудском водоеме, причем была выяснена продолжительность эмбрионального развития икринок, даны размеры икринок, но не затронут вопрос о развитии личинок. Наконец, по снетку озера Ильмень имеются неопубликованные данные П. А. Дрягина, которым в 1937 г. на этом озере была искусственно оплодотворена икра снетка, даны размеры икринок, продолжительность эмбрионального развития и приведены размеры личинок.

Рост снетка озера Ильмень освещен в работах Домрачева и Правдина [11] и Кучина [7]. Возраст и рост снетка Чудского озера изучался Самсоновым [13] и Псковско-Чудского В. В. Петровым [10]. Краткие сведения по росту молоди снетка из озера Белого приведены в работе В. С. Кирпичникова [5]. О возрасте и темпе роста снетка озера Валдай в литературе нет сведений вообще. О росте снетка финских и немецких озер упоминают Нордквист [9] и Виллер [14, 15].

Половой зрелости валдайский снеток достигает на третьем году жизни, в то время как ильменский снеток частично нерестится в годовалом возрасте. Вероятно, бóльшая часть ильменских снетков нерестится впервые также в двухлетнем возрасте (Дрягин). Псковско-чудской снеток достигает зрелости в возрасте двух лет [13, 10].

Размер икринок у валдайского снетка колеблется от 7,9 до 11,0 см, количество икринок — от 2500 до 6300, в среднем около 5300. Валдайский снеток значительно более плодовит, чем псковско-чудской, самки которого при длине 6—7 см имеют около 3000 икринок.

Снеток на озере Валдай откладывает икру на растительный суб-

страт, мох Fontinalis sp. Икра была найдена автором при помощи скребка на первом плесе у острова Пытно и на втором плесе на тоне Снетковой на глубине 2—3,5 м. Начало нереста, по наблюдениям весной 1940 г., 17 мая при температуре воды 4,9° С, разгар нереста — 20 мая при температуре воды 7° С. В 1940 г. на нерестилищах самцов было больше, чем самок. В 1941 г. нерест снетка наблюдался с 20 по 29 мая. По наблюдениям З. Н. Берг, в 1941 г. на нерестилищах преобладали самки. Нерест снетка на озере Валдай происходит в вечерние и утренние часы, когда озеро бывает спокойно. Самцы во время нереста имеют брачный наряд: тело, голова и плавники их покрыты мелкими бугорками, окраска темносиняя с фиолетовым отливом.

Данные о нересте снетка Псковско-Чудского водоема имеются у Н. А. Самсонова [13], И. Д. Кузнецова [6] и В. В. Петрова [10]. Первый из них указывал, что снеток мечет икру на каменистых местах; нерест снетка на песчаном грунте Н. А. Самсонов отрицает, так как в этом случае ветры и волнения, по его мнению, могли бы уничтожить бо́льшую часть выметанной икры. По наблюдениям И. Д. Кузнецова, снеток метал икру у берегов озера, в местах с твердым или каменистым дном, на глубине 1—2 саж. В. В. Петров в районе реки Великой находил икру снетка на подводной растительности, на глубине от 1 до 2 м., чаще до 1,5 м. В Чудском озере снеток, по его наблюдениям, откладывает икру на камни, гальку и крупный песок. По наблюдениям, проведенным автором в 1941 г. в конце нереста, снеток в районе р. Великой откладывал икру на оторванную прошлогоднюю растительность и на ризец. На камнях и песке икры найдено не было.

Нерест снетка на Псковско-Чудском водоеме, по данным Н. Д. Самсонова, происходит между 15 апреля и 25 мая, продолжается от одной недели до месяца, в среднем 12 дней. Нерест снетка на озере Ильмень, по наблюдениям Дрягина, обычно длится до 10—15 дней, в среднем 7—8 дней и приходится на промежуток от 15 апреля до 10 мая. В последние годы нерест снетка отмечен на озере Ильмень.

Таблица 1

	1936 год	1937 год	1938 год
Начало и конец нереста . .	25.IV—8. V	16.IV—26.IV	9.IV—26.V
Разгар нереста	26.IV	16.IV—23.V	20.IV—27.V

Наблюдения над развитием снетка произведены автором в 1940 г. Снеток брался на озере у рыбаков из невода. Оплодотворение и развитие икры происходило в лабораторных условиях. На Псковско-Чудском водоеме, где исследования производились в 1941 г., была собрана уже оплодотворенная икра скребком на прошлогодней растительности около ризца на глубине 2—2,5 м. Собранные икринки были помещены в аквариум, где и производились наблюдения над их развитием. Икра валдайского снетка была оплодотворена «сухим» способом: самку обмывали водой, затем правой рукой слегка надавливали на брюшко в направлении от головы к хвосту; зрелая икра стекала по хвосту рыбы в чашку Петри. Так же выдавливали сперму у самца. Икринки и сперму перемешивали хвостом рыбы. После 3—4 минут стояния осторожно приливали свежую воду из озера и промывали икру в чашке Петри до тех пор, пока вода не становилась чистой.

Характерным свойством снетковой икры является ее липность. Диаметр неоплодотворенной икринки валдайского снетка равен 0,73—0,89 мм, в среднем 0,81 мм. После оплодотворения происходит набухание икринок, и диаметр их колеблется от 0,9 до 1,0 мм. Диаметр неоплодотворенной и не побывавшей еще в воде икринки псковско-чудского снетка едва достигает 0,75 мм (Самсонов [13]). По нашим наблюдениям в 1941 г., диаметр неоплодотворенных икринок равен 0,75—0,80 мм, оплодотворенных — 0,87—1,0 мм. По наблюдениям Дрягина, у ильменского снетка размеры икринок равны в среднем 1,0 мм.

Строение и развитие икринок валдайского и псковско-чудского снетка одинаковы. Икра снетка имеет розовато-желтоватый цвет. Желток по объему занимает главную составную часть икринки, зародышевый пузырек расположен сбоку, а капельки жира рассеяны по всей массе желтка. Икринки имеют две оболочки — внутреннюю (zona radiata interna) и внешнюю (zona radiata externa) (рис. 1).

После оплодотворения и набухания икринки становятся прозрачными и при помощи слизи и внешней оболочки крепко прикрепляются к субстрату (рис. 2). В искусственных условиях можно заметить, что, по мере развития икры, степень прикрепленности ее к субстрату ослабевает. Заключенная в оболочку икринки личинка в стадии IV (по Рассу [12]), с уже обозначившимися пигментированными глазками (рис. 3), время от времени проделывает движение хвостом, что способствует отлипанию икринки. Освобождение зародыша происходит постепенно. Сперва появляется хвост (рис. 4), затем открепившаяся личинка долго носится в аквариуме с оболочкой, как бы с шаром, на голове (рис. 5).

Выклевывание первых личинок при температуре от 6 до 10,9° С наблюдалось через 13 дней. Несмотря на одновременность оплодотворения, выход личинок продолжался в течение 5—7 дней. Неодновременный выход личинок псковско-чудского снетка наблюдался в 1941 г. автором, а ильменского снетка в 1939 г. П. А. Дрягиным. В естественных условиях личинки валдайского снетка были пойманы сеткой Кори 19 июня в 2 часа дня на глубине 10—15 м. Выход личинок псковско-чудского снетка, по указанию Н. А. Самсонова [13], при температуре воды в 14—15° С происходит на 16—20-й день; при температуре 10° С, свойственной в это время Псковско-Чудскому водоему, развитие, по его мнению, продолжается около 24 дней. Личинки валдайского снетка, оставленные в аквариуме после выклевывания, т. е. с 31 мая, прожили до 7 июня 1940 г, когда погибли от случайных причин.

Личинки валдайского снетка после выклевывания и освобождения от оболочки имеют размеры от 5,0 до 7,6 мм, в среднем 6,2 мм. Желточный мешок на этой стадии сравнительно небольшой, размеры его 1,0—1,2 мм, в среднем 1,2 мм. На этой стадии по всему желтку точкообразно расположен пигмент, голова уже отделена от желтка и сильно пигментирована с нижней и верхней стороны; глаза также сильно пигментированные, черные; в хвостовой части по спинному краю густо располагаются пигментные клетки. Трехсуточные личинки валдайского снетка имеют размеры 5,6—8,6 мм, в среднем 7,6 мм. Голова этих личинок отделена от основания грудного плавника, на ней находятся пигментные клетки между глазами и ниже, глаза сильно пигментированные, черные; желточный мешок имеет грушевидную форму, также интенсивно пигментирован, все тело личинки покрыто беспорядочно разбросанными пигментными клетками; спинных и брюшных плавников еще нет, грудные плавники развиты (рис. 7). Семидневная личинка имела в длину 8,2 мм; голова у нее не пигментирована, желточный мешок еще пигментирован, размеры его сильно уменьшены; вполне развит жаберный аппарат, брюшных и спинных плавников еще нет, в хвостовом плавнике заметны зачатки лучей (рис. 8).

Однодневные личинки псковско-чудского снетка имели размеры 4,0—6,4 мм, в среднем 5,3 мм, размеры желточного мешка колебались от 0,6 до 1,0 мм, в среднем 0,9 мм. Глаза личинок пигментированы менее, чем у личинок валдайского снетка, голова и тело эмбриона пигментированы слабо (рис. 6). Однодневные личинки ильменского снетка с искусственно заложенных субстратов из оз. Ильмень, измеренные Дрягиным 18 мая 1939 г., имеют размеры 5,3—5,5 мм.

Как видно из приведенных данных, размеры личинок валдайского, псковско-чудского и ильменского снетка довольно близки. Личинки вал-

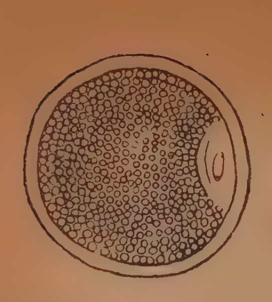


Рис. 1. Неоплодотворенная икринка псковско-чудского снетка

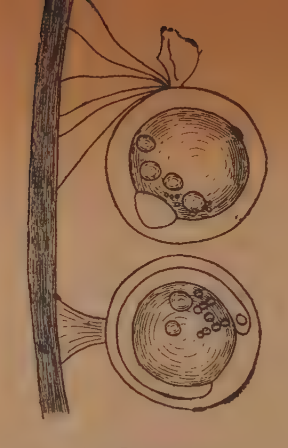


Рис. 2. Оплодотворенная развивающаяся икринка псковско-чудского снетка

Сверху в стадии дробления, снизу с уже обозначившейся личинкой во II стадии,

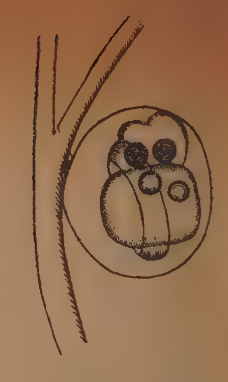


Рис. 3. Икринки псковско-чудского снетка с личинкой в IV стадии



Рис. 4. Выклевывающаяся личинка, еще прикрепленная к субстрату

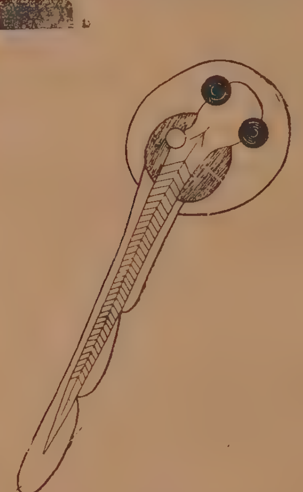


Рис. 5. Выклевывающаяся личинка, оторвавшаяся от субстрата

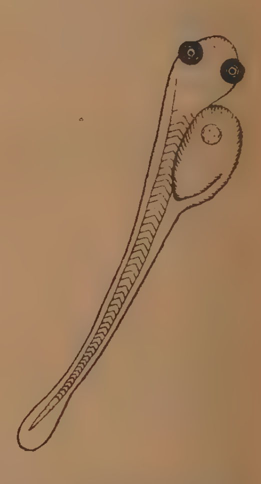


Рис. 6. Однодневная личинка псковско-чудского снетка



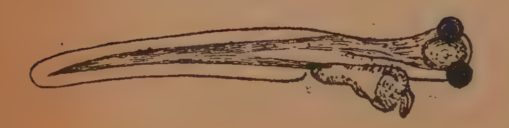


Рис. 7. Личинка валдайского снетка в возрасте трех дней после выклевывания



Рис. 8. Личинка валдайского снетка в возрасте семи дней после выклевывания

дайского снетка, в отличие от псковско-чудского, имеют более крупные размеры глаз, и личинки и взрослые снетки пигментированы сильнее.

Рост снетка в различные годы не одинаков. Следует отметить, что особенно неблагоприятными для роста снетка оказываются годы с поздним нерестом и холодным летом. Так, например, снеток Псковско-Чудского водоема, выловленный 8 августа 1935 г., достиг размеров 21—60 мм, а выловленный 6 августа 1938 г. имел размеры 60—95 мм (В. В. Петров [10]). Для снетка из озера Ильмень П. А. Дрягин отмечает, что генерация 1935 г. также задержалась в росте: весною 1936 г. снеток предыдущего года вывода был исключительно мелкий, близкий по размерам к осеннему снетку вывода этого года. Размеры этого медленно растущего снетка, выловленного 7—8 мая 1936 г., колебались от 44 до 60 мм, в среднем 53 мм. Причина пониженного роста снетка на озере Ильмень в 1935 г. та же, что и на Псковско-Чудском водоеме.

Замедленный рост псковско-чудского снетка вывода 1935 г. обусловил значительно меньшие уловы его на этом водоеме в 1936 и 1937 гг. по сравнению с предыдущими годами, что видно из табл. 2.

Итак, неблагоприятные условия для развития и роста снетка оказывают решающее влияние на его уловы, а следовательно и на запасы. Таким образом, на основании размеров осеннего снетка можно делать прогнозы его уловов на ближайшие два года.

Таблица 2

	Годы			
	1934	1935	1936	1937
Уловы в центнерах . . .	79 980	86 093	32 667	29 071

Темп роста валдайского снетка таков: сеголетки снетка к октябрю достигают 45—85 мм, в среднем 53 мм, к зиме следующего года, т. е. в возрасте 1 года 7 мес., они имеют 75—115 мм, в среднем 99 мм, в 2½ года размеры их 95—125 мм, в среднем 112 мм.

Таблица 3

Возрастные классы	l_1	l_2	L	n
Одногодовалые	64 (45—85)	—	99 (75—115)	64
Двухгодовалые	68 (45—85)	94 (75—115)	112 (95—125)	70
Среднее	66	94	—	—

Сходные цифры роста дает и обратное расчисление по отолитам (в мм) (табл. 3). Как видно, рост снетка в разные годы его жизни не одинаков. В первый год валдайский снеток растет значительно быстрее, затем темп роста резко снижается.

Такая же картина роста снетка, по указанию В. С. Кирпичникова [5] и А. Виллера [14, 15], характерна для большинства озер.

У близкой к снетку корюшки мы видим обратное: корюшка, подобно лососю, проходная рыба, в первый год растет медленно, затем, мигрируя в море, где она интенсивно питается, имеет больший прирост за второй и третий годы жизни.

Подобно ряду других рыб с коротким жизненным циклом — азовской тюльке (Майский [8]), султанке (Данилевский [2]) и др.— возрастной состав косяков снетка из года в год почти не меняется, т. е. в промысле участвуют сеголетки и возрастные группы от одного до трех

лет, и, если в результате позднего нереста и холодного лета рост снетка, вследствие пониженного питания, бывает замедлен, то это быстро сказывается и на промысле. Кроме того, у снетка степень урожайности поколения в каждый отдельный год зависит от численности производителей на нерестилищах и от экологических условий нереста и роста молоди. В 1936 г. на озере Ильмень в большом количестве имелись половозрелые самцы и неполовозрелые особи и совсем мало половозрелых самок. В нересте 1937 г. на Псковско-Чудском водоеме, кроме категории 1936 г., участвовало довольно большое число снетков категории 1935 г.

Выводы

Половой зрелости валдайский снеток достигает на третьем году жизни, а вообще наступление половозрелости у снетка стоит в тесной зависимости от его роста в данный год. Быстрорастущие снетки достигают половозрелости в возрасте одного года; валдайский снеток обладает значительно более высокой плодовитостью, чем псковско-чудской.

Развитие личинок валдайского и псковско-чудского снетка происходит сходным образом, отличаясь лишь тем, что личинки и взрослые валдайские снетки сильнее пигментированы, глаза у личинок больше.

Рост валдайского, ильменского и псковско-чудского снетка в разные годы не одинаков, при позднем нересте и холодном лете рост замедлен.

Степень урожайности отдельных поколений снетка зависит от экологических условий нереста и роста молоди снетка, а также и от количества производителей. Колебание уловов снетка связано с размножением, питанием и ростом. Необходимо детальное изучение этих факторов.

На основании размеров осеннего снетка и наблюдений за экологическими условиями нереста и количеством производителей можно делать прогнозы уловов на ближайшие два года.

Литература

1. Benecke B., Fische, Fischerei u. Fischzucht in Ost u. Westpreussen, 1881.— 2. Данилевский Н. Н., Тр. Рыбохоз. биологич. станции Грузии, II, 1939.— 3. Дрягин П. А., Отчет Ильменской экспедиции, Архив ВНИОРХ.—4. Ehrenbaum E., Wissensch. Meeresuntersuch., I, 1894.—5. Кирпичников В. С., Тр. Всесоюзного научно-исслед. ин-та морск. рыбн. хоз-ва и океаногр., II, 1935.—6. Кузнецов И. Д., Ежегодн. Департ. земледелия, 1912.—7. Кучин И. В., Вестн. рыбопр., XX, 1905.—8. Майский В. Н., Тр. Азовско-черном. научно-исслед. ин-та рыбн. хоз-ва и океаногр., 11, 1938; там же, 12, 1940.—9. Nordquist O., Acta Soc. Fauna Flora Fennica, 33, 8, 1910.—10. Петров В. В., Изв. Всесоюзного научно-исслед. ин-та озерн. и речн. рыбн. хоз-ва, XXIII, 1940.—11. Правдин И. Ф. и Домрачев П. В., Материалы по исследованию рыбной промышленности р. Волхова и его бассейна, II, 1926.—12. Расс Т. С., Инструкция по сбору и технике количественной обработки икры, 1933.—13. Самсонов Н. А., Вестн. рыбопр., XXV, 2, 5—5, 1910.— 14. Willer A., Zeitschr. f. Fischerei, XXIV, 4, 1926.—15. Willer A., Mitteil. d. Fischerei-Vereine, XX, 1928.

CONTRIBUTION TO THE BIOLOGY AND DEVELOPMENT OF OSMERUS EPERLANUS VAR. SPIRINCHUS OF VALDAY AND PSKOVSKO-CHUDSKOE LAKES

E. V. TCHOUMAEVSKAYA-SVETOVIDOVA
Zoological Institute of the Academy of Sciences of the USSR

Summary

The paper is a result of the author's own investigations and literary data. The number of eggs, the time and conditions of spawning were studied. The description of eggs and larvae (Figs. 1—8) are also given. The study of the age of the growth rate, of the age of maturity and of the conditions of spawning as well as of fluctuations of catches enable the author to predict the catches for two near years.

ЗООЛОГИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ
ТОМ XXIV 1945 ВЫП. 6

РОЛЬ ДЕЯТЕЛЬНОСТИ ЧЕЛОВЕКА В НАКОПЛЕНИИ И ОГРАНИЧЕНИИ ЧИСЛЕННОСТИ ЛЕСНЫХ МЫШЕВИДНЫХ ГРЫЗУНОВ

П. А. СВИРИДЕНКО [1]

Институт зоологии Московского государственного университета

Изучение роли человека в жизнедеятельности грызунов имеет как теоретический, так и практический интерес. Собранный фактический материал о влиянии на полевых грызунов хозяйственных и агротехнических приемов обработки почвы и ухода за растениями ([5, 1, 2, 12, 11] и др.) позволил выявить некоторые важные закономерности распределения и размножения мышей и полевок и одновременно позволил разработать [7, 6] комплекс предупредительных мер, направленных к предотвращению массового появления грызунов на культурных угодьях.

Что касается лесных мышевидных грызунов, то до последнего времени почти не было данных о влиянии человека на их жизнедеятельность. Некоторые наблюдения в этом направлении были сделаны А. А. Першаковым [4], который выдвинул идею так называемого «биоценозного метода борьбы с грызунами», т. е. хозяйственного замещения стаций, населенных грызунами, «другой средою, исключающей их вредную деятельность» [3].

В процессе наших общих исследований мышевидных грызунов в лиственных лесах Тульского госзаповедника (1937—1939 гг.), в лиственных лесах Кавказа (1939—1940 гг.), а также частично в подмосковных хвойных лесах (1942—1943 гг.) собран значительный материал о влиянии деятельности человека на распределение и численность грызунов, позволяющий выявить некоторые закономерности происходящих изменений и наметить практические пути к ограничению численности грызунов и уменьшению их вредной деятельности.

Наши наблюдения и выводы в основном относятся к широколиственным лесам и к следующим видам грызунов, встречающихся в лесных фациях: желтогорлая мышь — *Apodemus flavicollis* Milch., лесная мышь — *Apodemus sylvaticus* L., полевая мышь — *Apodemus agrarius* Pall., мышь-малютка — *Micromys minutus* Pall., обыкновенная мышь *Mus musculus* L., рыжая полевка *Clethrionomys glareolus* Schr., кустарниковая полевка *Pitymys majori* Thos. и серая полевка *Microtus arvalis* Pall.

Каждому виду свойственна приуроченность к определенным стациям. Однако, независимо от этого, произведенные нами многочисленные учеты и наблюдения над распределением мышевидных грызунов

[1] В обследовании лесных стаций и учете грызунов принимали участие: на Кавказе студенты Биологического факультета МГУ — Н. И. Архипова, А. С. Бурделов, А. Я. Година, М. Л. Калецкая, К. М. Эфрон и ассистент Кафедры зоологии позвоночных Л. В. Ганешина; в Московской обл.— зоолог Т. И. Дятлова.

показывают, что почти все виды могут использовать при известных условиях весьма различные стации леса. Исключение составляют серая полевка и мышь-малютка, которые встречаются на открытых лесных полянах.

Нами подмечена большая сезонная подвижность лесных мышевидных грызунов, особенно мышей, обусловленная биологическими особенностями каждого вида. В зависимости от изменения в различных стациях леса кормовых и защитных условий изменяется в той или иной степени как количественный, так и видовой состав мышевидных грызунов.

Для лесных мышей и полевок, в отличие от грызунов, обитающих на открытых местах, большое значение имеет наличие убежищ для гнездования в местах поселения. Полевые грызуны — это норники, свою гнездовую камеру они устраивают в любом подходящем месте, прямо в земле; лесные мышевидные грызуны — по преимуществу дуплогнезды. Например, желтогорлая мышь устраивает свое гнездовое убежище в первую очередь в дуплах стволов старых деревьев, затем в корневищах (дуплистых развилках) и затем уже, если нет ничего лучшего, приступает к рытью норы под корнями деревьев или кустарников. Рыжая полевка тоже плохой землерой. Для своего гнездования она обычно использует дуплистые корневища старых деревьев, но особенно охотно заселяет старые пни, где с большим искусством проделывает ходы, используя в качестве отдельных идущих в разные стороны ходов толстые корневища с размягченной (полутрухлявой) древесиной. В таких пнях рыжая полевка, как правило, помещает гнездовую камеру под прикрытием пня, в развилке расходящихся корней.

В условиях суровой зимы 1938/39 г., когда к весне в лесах Тульского государственного заповедника очень сильно сократилось количество грызунов всех видов, рыжая полевка сохранилась преимущественно там, где гнездовая камера ее была расположена в пнях. Пни были для нее, повидимому, наиболее теплыми зимними убежищами.

Наблюдения, проведенные в различных лесных стациях, показали, что частичная профилактическая вырубка перестоявших и больных (дуплистых) деревьев ведет к некоторому снижению плотности населения желтогорлой мыши. Удаление старых перестойных деревьев лишает этого дуплогнезда более удобного места для гнездования и, кроме того, несколько ухудшает кормовые условия местообитания (удаление плодоносящих деревьев).

Отсутствие же подходящих мест гнездования в годы повышенной плотности населения грызунов может явиться фактором, тормозящим размножение не только желтогорлой мыши, но и других видов мышей и полевок. Торможение размножения из-за отсутствия соответствующих для этого убежищ наблюдалось Н. П. Наумовым в 1938 г. в лесах Тульского госзаповедника.

Важно заметить, что в местах профилактической рубки старых и больных деревьев, наряду с уменьшением численности желтогорлой мыши, через некоторое время не только в связи с выбытием конкурента, но и в связи с наличием в лесу большого количества подгнивающих пней, создаются благоприятные условия для обитания рыжей полевки и увеличения плотности ее населения. Рыжая полевка имеет также тенденцию заселять участки леса, содержащие много мелкого валежника (Першаков [4]).

Нами неоднократно наблюдалось в тульских и кавказских лиственных лесах, а также частично в хвойных лесах подмосковной зоны, что особо благоприятные условия для обитания многих видов лесных грызунов (Cleth. glareolus, A. flavicollis, A. sylvaticus, A. agrarius)

создаются в местах, где подолгу не убираются порубки, где скопляется валежник, т. е. там, где создается обстановка захламленности леса. В подобных стациях лесные грызуны легко находят места для гнездования, здесь же они в наибольшей степени защищены от хищных птиц. Кроме того, в холодные и дождливые периоды года под прикрытием валежника, неубранных порубочных материалов, хвороста и пр. они

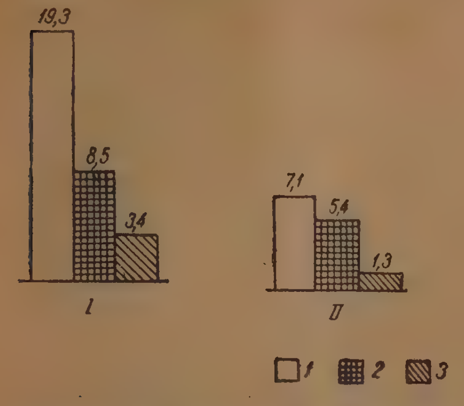


Рис. 1. Плотность населения мышевидных грызунов в зависимости от захламленности леса порубковыми остатками (средний улов грызунов в заповеднике «Тульские засеки» на 100 ловушко-суток)

I — высокая степень захламленности участка, *II* — низкая степень захламленности участка. *1* — Cleth. glareolus, *2* — A. flavicollis, *3* — A. sylvaticus

устраиваются в более сухих и более теплых убежищах (рис. 1). При наличии достаточного корма такие места служат для этих видов стациями переживания.

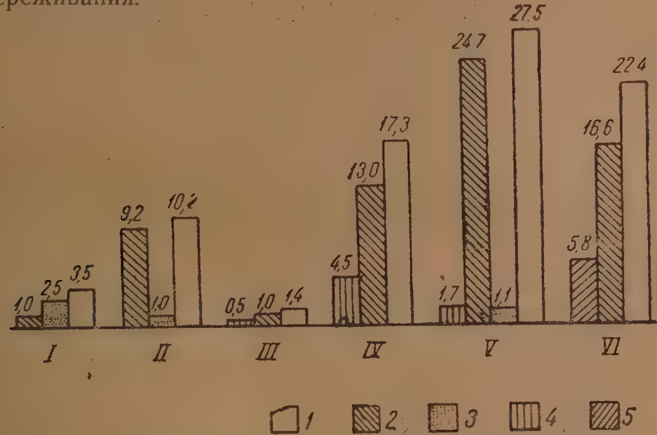


Рис. 2. Относительная плотность населения грызунов в различных стациях хвойного леса в Пушкинском районе Московской обл. в 1943 г. (в процентах попадания зверьков в ловушки)

I — елово-сосновый лес с негустым подлеском. *II* — елово-березовый лес с негустым подлеском. *III* — лесосека рубки 1942/1943 г. из-под елово-соснового леса. *IV* — лесосека рубки 1940/1941 г. из-под елово-березового леса, с пнями, частично заросшая молодым ельником и покрытая разнотравьем. *V* — лесной завал («засека») в елово-сосновом лесу. Оборонное сооружение, сделанное в зиму 1941/1942 г. *VI* — разобранный лесной завал («засека») в елово-сосновом лесу, 1943 г. *1* — общая плотность населения мышевидных грызунов, *2* — Cleth. glareolus, *3* — A. sylvaticus, *4* — M. arvalis, *5* — M. oeconomus

В период Отечественной войны во многих лесных массивах устраивались с целью защиты от врага лесные завалы («засеки»); деревья подрубались на уровне примерно 1—1½ м и сваливались без отрыва от комля. В результате этого создались своеобразные новые лесные стации с хорошим густым травостоем, часто с обилием злаков, труднопроходимые как для человека, так и для крупных животных.

В Пушкинском районе Московской области летом 1943 г. нами был произведен одновременный учет относительной численности мышей и полевок в различных стациях. Результаты учета (рис. 2) показали исключительно большую заселенность грызунами «засек», где плотность населения грызунов была в 3—8 раз большей по сравнению с другими прилегающими к ним стациями леса. Эти «засеки», загроможденные сплошь торчащими во все стороны ветвями поваленных деревьев, были совершенно недоступны для хищных птиц, питающихся грызунами. В зимнее же время наличие густого сухого травяного покрова, не выбитого скотом, подстилки из опавших листьев и игл хвои, а также неотрубленных ветвей поваленных деревьев, сверху засыпанных снегом, давало возможность грызунам находиться в среде особого микроклимата, где неблагоприятные общие климатические условия в сильной степени смягчались по сравнению с условиями, имевшимися в соседних стациях. Обилие семян злаковых и других травянистых растений создавало здесь хорошие кормовые возможности и обеспечивало мышевидным грызунам лучшие условия существования, тем самым обусловливая их массовое накопление.

Однако эти «засеки» — явление временное: поваленные деревья постепенно разбираются и очень скоро эти стации исчезнут.

Совершенно иное место по продолжительности существования и хозяйственной надобности занимают наши нормальные лесосеки, создаваемые в порядке сплошных или кулисных рубок леса, где на месте убранных деревьев культивируется путем самосева, посева или посадки новый лес, часто в ином, более ценном в хозяйственном отношении составе пород, чем тот, который ранее произрастал на данной территории. Эти места рубок являются неотъемлемыми стациями леса и в лесоводстве входят, если можно так выразиться, в лесной севооборот.

Важно заметить, что наибольший вред наносится мышевидными грызунами именно на таких лесосеках, в результате чего происходит торможение лесовозобновительных работ. На эти стации безусловно должно быть обращено главное внимание при разрешении проблемы борьбы с грызунами в местах искусственного возобновления леса.

Под влиянием деятельности человека в местах сплошных рубок леса происходят огромные фитоценологические и зооценологические изменения. Пространства, ранее покрытые сплошными лесами, в короткий срок превращаются в открытые стации. От этого быстро и коренным образом меняется весь тот комплекс экологических условий, в котором развивался растительный и животный мир, в том числе и мышевидные грызуны. С удалением деревьев на лесосеках изменяется влажность почвы, увеличивается аэрация приземного слоя, чрезвычайно возрастает количество солнечной энергии, падающей на поверхность и пр. Одновременно, при сжигании порубковых остатков в почву с золой вносится много удобрений. Все эти изменения влияют на состав травяного покрова: некоторые виды растений совсем исчезают, соотношение численности других видов изменяется, и на смену одним доминантам приходят другие. С удалением плодоносящих деревьев резко сокращаются кормовые ресурсы для грызунов, являющихся в основном семяедами.

В год рубки в местах интенсивной разработки леса, где немедленно вывозятся все лесоматериалы и сжигаются порубковые остатки, вначале лесосеки бывают в значительной степени, а иногда и полностью, оголены. На них исчезают не только кустарники, но и трава, уничтожающаяся при выволакивании бревен, перевозке их и пр. Если же вслед за уборкой и вывозкой лесоматериалов происходит еще раскорчевка или взрывание пней, то грызуны лишаются там также и своих

убежищ, расположенных в корневищах деревьев, а многие из них, находящиеся в убежищах в момент взрыва пней, конечно, гибнут. На открытых полянах, образующихся после рубки леса, грызуны становятся более доступными не только для сов, но и для многих дневных пернатых хищников, для которых охота за грызунами в густом лесу невозможна.

Коренные изменения микроклиматических, кормовых, гнездовых и прочих условий, являющиеся следствием рубки леса, заставляют грызунов мигрировать на новые места. С возрастанием подвижности зверьков гибель их от хищников сильно увеличивается. На лесосеках вслед за уборкой деревьев совершенно исчезают или же резко уменьшаются количественно в первую очередь более подвижные мыши (особенно такие дуплогнезда, как A. flavicollis), а затем и полевки (рис. 1 и 3).

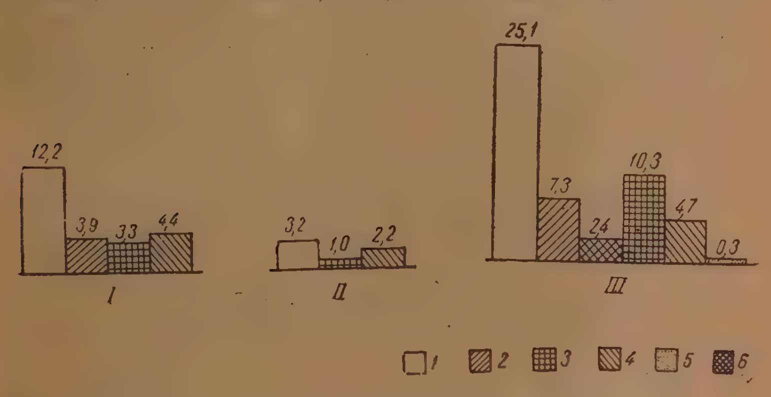


Рис. 3. Плотность населения мышевидных грызунов в буковом лесу и на прилегающих лесосеках. Майкопская лесная дача, июль 1940 г. (в процентах попадания зверьков в ловушки)

I — буковый лес. *II* — лесосека из-под букового леса в год рубки, с неубранными порубковыми остатками. *III* — лесосека из-под букового леса двухлетнего возраста, заросшая разнотравьем, частично ежевикой и малиной. *1* — общая плотность населения грызунов, *2* — A. flavicollis, *3* — A. sylvaticus, *4* — P. majori, *5* — M. minutus, *6* — A. agrarius

Однако резкие уменьшения количества грызунов на лесосеках происходят только в первый год после рубки леса; на второй, а в особенности третий и четвертый годы картина резко изменяется. Исключение составляют лишь участки, подвергшиеся сильному заболачиванию.

На лесосеках, предназначенных для лесовозобновления, после рубки деревьев и уборки их из питомников высаживаются молодые деревца или же высеваются семена. На такие лесосеки, конечно, не допускается скот, и они быстро покрываются высоким травостоем, где злаки нередко являются доминантами или получают среди разнотравья значительный удельный вес. Кустарники — малина, ежевика и некоторые другие виды, благодаря изменившимся экологическим условиям на лесосеках, пышно развиваются и покрывают значительные участки. Как правило, заросли ежевики (Кавказ) не вырубаются, трава не выкашивается или, если и выкашивается, то лишь частично, и сухой травостой уходит под снег.

В результате на таких лесосеках опять создается благоприятная для грызунов обстановка и они вновь быстро заселяют их. Здесь поселяются уже не только лесные грызуны, но и обитательница открытых пространств — серая полевка; здесь же находят подходящие условия мышь-малютка и полевая мышь. Даже желтогорлая мышь, которая

считается обитательницей только покрытых лесом пространств и совершенно не выходит за их пределы (Першаков [3]), в условиях Кавказа является постоянным компонентом биоценоза лесосек. Обилие семян различных трав, особенно злаков, наличие в весенне-летний период ягод — земляники, малины, ежевики — создают для грызунов на лесосеках хорошие кормовые условия. Освещенные и обогреваемые солнцем лесосеки, покрытые пышной растительностью с обилием цветов и ягод, привлекают различных насекомых, многие виды которых размножаются здесь в массовом количестве. Это также повышает кормовое значение этих стаций, так как насекомые служат для грызунов дополнительной пищей. Если на лесосеках после рубки деревьев не производилась выкорчевка пней, то грызуны имеют там хорошие убежища для гнездования. При отсутствии пней они роют норы в земле: мыши — преимущественно у корней кустарников, рыжая полевка — на более захламленных участках или возле кустарников, серая и кустарниковая полевки — на полянках с хорошей кормовой растительностью (злаки, клевер и пр.).

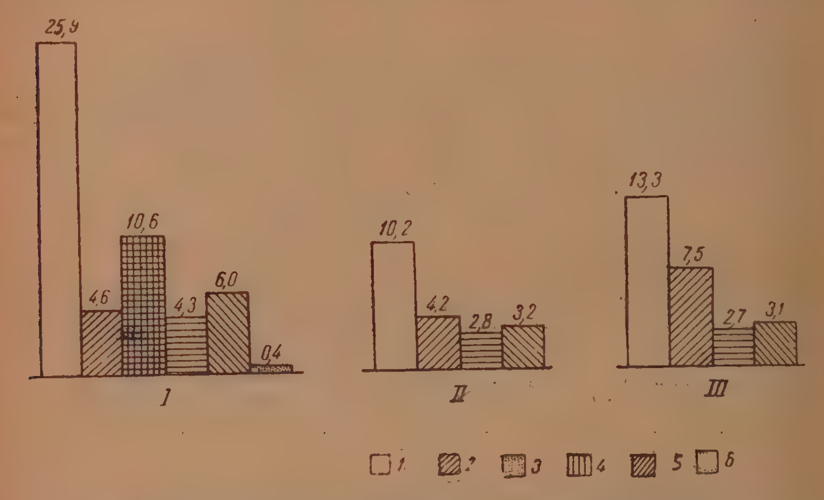


Рис. 4. Плотность населения грызунов в дубовом лесу и на прилегающей лесосеке. Майкопская лесная дача, июль 1940 г. (В процентах попадания зверьков в ловушки)

I — лесосека двухлетнего возраста, покрытая разнотравьем, местами с преобладанием злаков, значительно захламленная порубковыми остатками, *II* — дубовый молодой лес (12—15 лет) с примесью граба и бука, а также кустов лещины. *III* — старый дубовый лес с примесью граба и бука, редкие кусты лещин. *1* — общая плотность мышевидных грызунов, 2 — A. flavicollis, *3* — A. agrarius, *4* — A. sylvaticus, *5* — P. majori, *6* — M. minutus

Хорошие кормовые условия, обилие убежищ для гнездования и густые заросли трав и кустарников, смягчающие неблагоприятные погодные условия в холодное время года, а также предохраняющие от нападения хищных птиц, обусловливают среди других лесных стаций значение лесосек в жизнедеятельности грызунов.

Данные учета численности грызунов в различных стациях Сочинского лесхоза (1939 г.), Майкопского лесхоза (1940 г.), Туапсинского лесхоза (1940 г.) и в лесах Московской обл. (1943 г.) показали, что в летний период лесосеки в сравнении с другими стациями всюду были наиболее заселены мышами и полевками, причем и видовой состав их был здесь разнообразнее (рис. 2, 3, 4 и 5).

В 1939 г. на Челепсинском лесном участке Туапсинского лесхоза наблюдалось массовое размножение мышевидных грызунов, связанное

с хорошим урожаем дуба, бука и каштана. К лету 1940 г. почти все семена прошлогоднего урожая были съедены, и грызуны явно испытывали недостаток корма, следствием чего явилось подавленное размножение и резкое падение плотности населения всех видов. Однако на лесосеках, населенных наиболее плотно, падение численности грызунов шло более замедленным темпом, а плотность популяции полевки P. majori к осени даже удвоилась (рис. 5). Это объясняется тем, что на лесосеках грызуны находили лучшие кормовые условия, благодаря хорошему урожаю семян злаков и других трав, а также наличию ягод и обилию насекомых.

На лесосеках, покрытых травостоем и кустарниками, идет накопление грызунов не только за счет миграций их с других лесных стаций, но и за счет их размножения. На Кавказе в 1940 г. в летний период количество размножающихся A. agrarius (беременных и кормящих самок) во всех стациях леса было не более 23,5%, в то время как на лесосеках — 85,9%, а в отдельных местах лесосек 100% к общему числу взрослых самок. У A. flavicollis в лесных стациях количество размножавшихся самок составляло 12,9%, а на лесосеках — 24,6%. Такая же картина усиленного размножения на лесосеках наблюдалась и у A. sylvaticus.

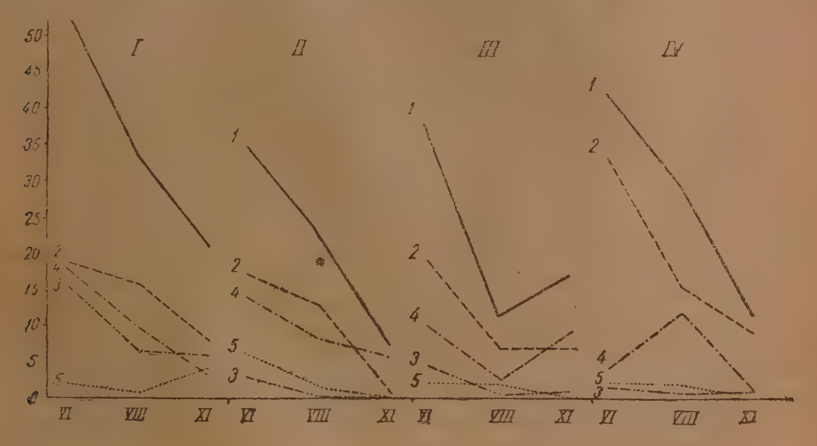


Рис. 5. Изменение плотности населения мышевидных грызунов в 1940 г. на лесном участке Челепсе Туапсинского лесхоза

I — лесосека рубки 1938 г. с насаждениями молодых деревьев каштана и грецкого ореха, покрытая густым разнотравьем, частично захламленная порубковыми остатками. *II* — молодой смешанный лес с преобладанием дуба возраста 6 лет с обилием кустов лещины. *III* — дубовый лес возраста 25 лет, почти без подлеска. *IV* — старый смешанный лес (дуб, бук, граб, каштан, клен) с негустым подлеском из лещины. *1* — общая плотность населения мышевидных грызунов, *2* — A. flavicollis, *3* — A. sylvaticus, *4* — A. agrarius, *5* — P. majori

Численность лесных мышевидных грызунов, для которых основным кормом служат семена древесных культур, в большой степени находится в зависимости от запасов урожая семян древесных пород в лесу. Плодоношение у различных деревьев имеет свою периодичность: так, дуб обильно плодоносит через 4,5—7 лет, бук в среднем через 10 лет, ель через 4—6 лет, сосна через 3—5 и более лет, липа же хорошо плодоносит почти ежегодно (Степанов [10]). Годы массового размножения и подъема кривой численности грызунов обычно совпадают с годами обильных урожаев деревьев и кустарников, дающих наиболее калорийный корм (дуб, бук, каштан, лесной орех и др.). В смешанных лесах ритм появления обильного семенного корма для грызунов смягчается несовпадением сроков урожая отдельных пород деревьев.

После уничтожения грызунами всех запасов семенного корма наступает депрессия размножения, численность их резко падает, они сохраняются в минимуме лишь в отдельных местах леса. С наступлением же следующего урожайного семенного года плотность населения грызунов снова начинает быстро возрастать.

Критический момент в питании лесных мышевидных грызунов наступает в летний период, когда прошлогодний урожай древесных культур уже съеден, а новый еще не успел созреть. В это время созданные человеком среди массивов леса новые стации — лесосеки, в том виде, в каком они обычно находятся в настоящее время (высокий травостой, заросли ежевики, малины, захламленность порубковыми остатками и пр.), с хорошими кормовыми (семена трав, ягоды, насекомые) и защитными (от хищников) условиями приобретают особое значение в жизни лесных грызунов. Мигрировавшие из прилегающего леса мыши и полевки находят здесь в критический период пищу, убежища для гнездования и защиту от пернатых хищников. Все это обусловливает большую сохранность популяции различных видов грызунов и учащенные темпы их размножения в местах, расположенных вблизи лесосек. В осенний период, когда созревают семена древесных пород, лесные мышевидные грызуны с лесосек мигрируют снова в лес. Они обладают значительно большей подвижностью в сравнении с близкими видами, обитателями открытых пространств.

Но лесосеки не являются для грызунов только временными стациями. И в зимнее время они продолжают служить хорошим местом обитания для оставшихся на них мышей и полевок. При неурожае же в лесу семян на лесосеках сосредоточивается и зимой большое количество грызунов. В такие годы, именно в зимний период, грызуны выедают на лесосеках высеиваемые в целях лесовозобновления семена дуба, бука, орехов и пр., а при недостатке семенного корма набрасываются на молодые высаженные из питомников деревца, на которых обгрызают кору и корни; часто они полностью сводят на нет все лесовозобновительные работы. Травостой вместе с кустарниками, покрытые снегом, не только защищают грызунов, обитающих на лесосеках, от хищников, но и обусловливают здесь благоприятные для их обитания микроклиматические условия. Благодаря этому на лесосеках благополучно перезимовывает значительное количество лесных мышей и полевок.

В необычайно суровую зиму 1938/39 г., когда в средней части европейской территории СССР на открытых местах земля промерзала на глубину до 1 м, лесосека в госзаповеднике «Тульские засеки» служила стацией переживания для серой полевки. Для этого грызуна лесосека, покрытая травой, кустарниками и корневой порослью, была менее холодной стацией в сравнении с лугами, пастбищами и пахотными землями, на которых в массовом количестве обитала полевка в 1938 г. В необычайно суровую зиму серая полевка исчезла положительно во всех открытых стациях, примыкающих к госзаповеднику, и сохранилась в небольшом количестве лишь на лесосеке. Однако лесосека была менее холодной стацией лишь по отношению к открытым пространствам; из всех лесных стаций она была самой холодной. Поэтому в эту зиму другие виды грызунов (A. flavicollis, A. sylvaticus и Cleth. glareolus) находили относительно благополучное существование в стациях густого молодого леса и старого смешанного леса с хорошим подлеском, представлявших большую защиту от холодных ветров и обладавших удовлетворительными кормовыми условиями. На лесосеке же лесные виды грызунов совершенно исчезли.

Зима 1938/39 г., вызвавшая катастрофическое падение численности всех видов грызунов в «Тульских засеках» была исключением. В другие нормальные зимы лесные мышевидные грызуны находят на лесосеках вполне благоприятные условия для своего обитания не только на юге (Кавказ), но и в более северных лесничествах. В «Тульских засеках» к сентябрю 1939 г. плотность населения лесных мышей (A. flavicollis и A. sylvaticus) на контролируемой нами лесосеке снова возросла до 4% и даже превысила таковую в самой населенной и хорошо кормной стации старолесья (3,6%). Осенью 1940 г. эта лесосека также имела значительную плот-

ность населения грызунов (9%), которые хорошо перезимовали, несмотря на то, что хотя лесосека и имела травостой и кустарники, но была не захламлена и представляла собой опытный лесоводческий участок.

Лишь в течение нескольких лет лесосеки являются благоприятными стациями для мышевидных грызунов. Позднее, после того как лесосеки покроются густым молодым лесом, они в значительной мере теряют свою привлекательность для грызунов, и последние появляются на них в большом количестве лишь при наличии в молодых лесах обильного урожая лесного ореха.

Нами рассмотрена деятельность человека в лесном хозяйстве, с которой связано улучшение экологических условий существования лесных мышевидных грызунов и которая обусловливает увеличение их численности. Однако такое влияние деятельности человека в местах рубки леса имеет место тогда, когда допускается захламленность леса или когда лесосеки после вывоза срубленных деревьев и посадки на них саженцев, выращенных в питомниках, или посева семян древесных пород — предоставляются в основном самим себе, когда дальнейший досмотр и уход за местами лесовозобновления отсутствует или почти отсутствует.

Благополучие для мышевидных грызунов создается в основном в результате наличия на лесосеках корма, убежищ и защиты от пернатых хищников и неблагоприятных условий погоды. Следовательно, устранение на лесосеках и в лесу этих благоприятных для грызунов экологических факторов неминуемо должно приводить к подавлению их численности.

При обследовании в 1939 г. Кудепстенского лесного участка Сочинского лесхоза нами было установлено, что наибольшие плотности населения грызунов находились не в прилегающих к лесосекам различных стациях леса, а на самих лесосеках с насаждениями пробкового дуба (Свириденко[8]). Лесосеки эти были значительно захламлены порубковыми остатками; в отдельных местах получили большое развитие кусты ежевики и держи-дерева. Трава на большинстве участков выкашивалась два раза в лето, что при обилии атмосферных осадков и тепла, характерных для сочинского района, было недостаточно; многие виды растений, особенно злаки, получали, несмотря на двукратное выкашивание, пышное развитие и успевали плодоносить к моменту укоса. При этом скошенная трава часто не убиралась, а оставалась лежать на лесосеках в валках или небольших копнах.

Видовой состав грызунов здесь был довольно разнообразен: A. flavicollis, A. agrarius, M. minutus, M. musculus и P. majori. Доминантом была A. agrarius, а на отдельных участках A. flavicollis.

Важно заметить, что плотность населения грызунов находилась в зависимости от состояния травостоя: на лесосеке, покрытой густым высоким травостоем с преобладанием злаков, общая относительная плотность грызунов выражалась в 10% попадания в ловушко-сутки, а на лесосеке, где был произведен укос травы,— всего 2,2% (т. е. в 5 раз меньше).

Подобная же зависимость численности мышевидных грызунов от степени захламленности и зарастания травами нами наблюдалась также в 1940 г. на лесосеках Майкопского и Туапсинского лесхозов, на которых высевались семена дуба и бука или высаживались из питомников саженцы грецкого ореха и каштана. Весной 1940 г. на Челепсинском участке Туапсинского лесхоза погибло в результате деятельности мышевидных грызунов, повреждавших корневую систему, до 20% ценных саженцев грецкого ореха. Обследованием лесосек было установлено, что повреждения были нанесены лесными мышевидными

3*

грызунами не везде в одинаковой степени. На участках, захламленных и поросших ежевикой и густой травой, убыль саженцев грецкого ореха была в три с половиной раза выше, нежели на участках, менее захламленных и с менее развитым травостоем. На участках же, где почва была обработана, повреждений совсем не наблюдалось (рис. 6).

В том же году на Кудепстенском лесном участке Сочинского лесхоза нами был поставлен такой опыт: на старой лесосеке, засаженной пробковым дубом и заросшей высоким густым разнотравьем с большим количеством злаков, на одной части трава была скошена, другая же часть была оставлена в прежнем состоянии. Лесосека была заселена тремя видами мышей: A. flavicollis, A. agrarius и M. minutus; при этом A. flavicollis была доминантом. Последующий относительный учет численности грызунов показал, что на той площади поляны, где сорняки были скошены, через две недели общее количество мышей было почти в пять раз меньше, чем на невыкошенной части поляны, а количество кормовых столиков грызунов сократилось в 13,5 раза. При этом на лесосеке произошли не только количественные изменения в плотности населения грызунов, но изменения и видового состава их. Из трех видов (A. flavicollis, A. agrarius и M. minutus), обитавших на всей поляне, в результате только однократного выкашивания травы два вида мы-

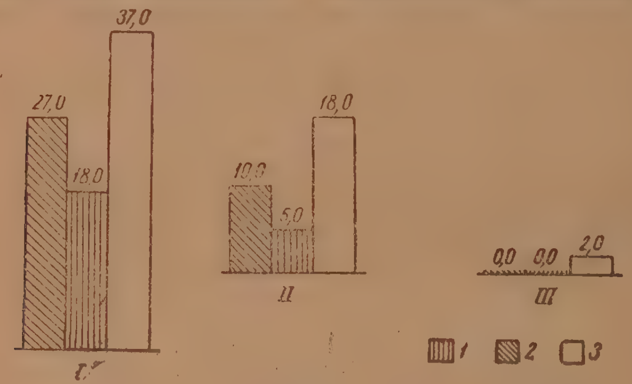


Рис. 6. Гибель саженцев грецкого ореха в зависимости от состояния лесосечных полян на участке Челепсе Туапсинского лесхоза в 1940 г.

I — участок, сильно захламленный порубковыми остатками, заросший травой и местами кустами ежевики. *II* — участок, мало захламленный, травостой разреженный, кусты ежевики редки. *III* — участок с обработанной почвой, без кустов ежевики, с редким травяным покровом. *1* — процент погибших саженцев в результате погрызов мышей и полевок, *2*—процент поврежденных грызунами саженцев, *3* — процент мест посадок грецкого ореха с норами мышевидных грызунов

шей — A. agrarius, имевшая плотность 9,6%, и M. minutus, с плотностью населения 1,2%,— исчезли совершенно; сохранился только один вид — A. flavicollis, но плотность населения его с 18% упала до 6,1%.

Следующий, более длительный опыт был поставлен нами с целью изучения влияния лесокультурного ухода за лесосеками на динамику численности мышевидных грызунов. Для этого три поляны («Греческая», «Старая» и «Ленинградская») были взяты под систематическое наблюдение. Поляны, представлявшие собой старые лесосеки, имели молодые посадки пробкового дуба, расположенные вперемежку с небольшими кустами лещины. Эти поляны постепенно были освобождены от хлама и порубковых остатков; в значительной мере были вырублены заросли ежевики и кусты держи-дерева. Надо отметить, что более тщательно и раньше была освобождена от порубковых остатков и кустарников первая поляна — «Греческая», вторая и третья поляны осво-

бождались в течение более растянутых сроков, и работы на них были выполнены и по качеству менее удовлетворительно. Наряду с очисткой полян на них были проведены троекратно в течение вегетативного периода укосы травяного покрова. На первой — «Греческой» поляне выкашивание проводилось в июне, июле и октябре. При этом оно протекало одновременно, и в короткие сроки (в течение двух дней) поляна полностью освобождалась от травостоя. На второй — «Старой» и третьей — «Ленинградской» полянах трава выкашивалась в мае, июле и октябре. Здесь сенокос проводился постепенно; выкашивание шло отдельными площадками, и освобождение всей поляны от травы затягивалось на 12—30 дней.

Результаты систематически производившихся учетов грызунов показывают, что даже относительная ликвидация на лесосеках зарослей ежевики, держи-дерева и порубковой захламленности, а также выкашивание травостоя быстро ведут к резкому изменению численности мышей и полевок (рис. 7). Так, обитавшие на первой («Греческой») поляне желтогорлая и полевая мыши и полевка — P. majori постепенно убывали и к осени поляна была совершенно свободна от грызунов.

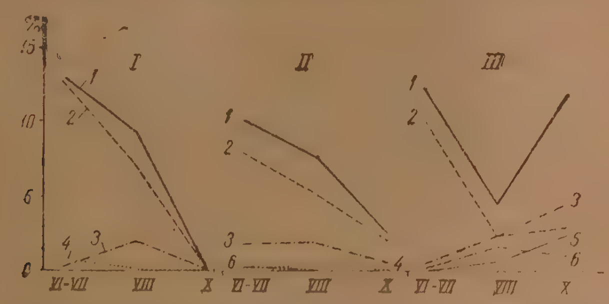


Рис. 7. Изменение плотности населения мышевидных грызунов на Кудепстенской плантации пробкового дуба в 1940 г. в результате выкашивания травяного покрова и удаления кустов ежевики и держи-дерева

I — «Греческая» поляна. *II* — «Старая» поляна. *III* — «Ленинградская» поляна. *1* — Общая плотность населения мышевидных грызунов (в процентах попадания зверьков в ловушко-сутки). *2* — A. flavicollis, *3* — A. agrarius, *4* — P. majori, *5* — M. musculus, *6* — M. minutus

На второй («Старой») поляне, заселенной четырьмя видами грызунов (A. flavicollis, A. agrarius, M. minutus и P. majori), два вида (P. majori и M. minutus) исчезли, а два других к октябрю резко уменьшились в числе; общая плотность населения грызунов уменьшилась в 4,5 раза в сравнении с первоначальной плотностью.

Иные данные получены были на третьей («Ленинградской») поляне. Здесь в результате первого и второго выкашивания также наблюдалось резкое сокращение количества грызунов. Третья же косьба произведена была с запозданием и растянуто (под конец октября). Хотя травостой на этой поляне в это время и не был высоким, но семена дикорастущих злаков (особенно — ежи) успели уже созреть. Это снова повело к резкому увеличению здесь осенью общей численности грызунов. В июне — июле при учетах грызунов на «Ленинградской» поляне нами вылавливалось два вида мышей (A. flavicollis и A. agrarius), в августе к ним прибавился еще один вид (M. minutus), а в октябре здесь, в результате наличия созревших семян злаков, сконцентрировалось уже пять видов (A. flavicollis, A. agrarius, M. minutus, M. musculus и R. rattus), причем в этой стации у грызунов наблюдалось усиленное размножение.

Одновременно проводившимися учетами грызунов во всех других стациях леса на этом же Кудепстенском лесном участке всюду было установлено резкое увеличение к осени плотности населения грызунов данных видов.

На примере характера изменения численности грызунов на «Ленинградской» поляне видно, насколько большое значение имеет своевременное выкашивание травостоя. Оно должно проводиться обязательно до наступления молочной спелости семян господствующих на данном участке видов растений.

Приведенные результаты наших наблюдений и опытов дают вполне ясное представление о том, каким радикальным средством для подавления численности мышевидных грызунов является изменение экологической обстановки, обеспечивающей хорошие условия для их обитания.

Основные выводы и практические предложения

1. Расчистка и профилактическая рубка леса (вырубка перестарелых, дуплистых и больных деревьев с последующей быстрой уборкой порубковых остатков и валежника) изменяют в неблагоприятную сторону гнездовые и защитные условия среды обитания лесных мышевидных грызунов и ведут к значительному сокращению их численности.

2. Лесные завалы («засеки»), созданные в период Отечественной войны, представляют своеобразные новые лесные стации, в которых мышевидные грызуны находят благоприятные условия существования и потому сосредоточиваются в них в большом количестве.

3. Сплошные рубки деревьев вызывают резкие экологические изменения в местах обитания грызунов, вследствие чего на лесосеках в первый год после вывоза лесоматериалов все виды мышевидных грызунов почти полностью исчезают.

4. На второй и последующие годы после рубки деревьев, в связи с зарастанием лесосек обильным плодоносящим травяным покровом и частичным покрытием кустарниками-ягодниками (ежевика, малина и др.), на них создаются особо благоприятные микроклиматические, кормовые, гнездовые (особенно при наличии пней и порубковых остатков) и защитные условия для обитания мышевидных грызунов.

5. Видовой состав мышевидных грызунов на таких лесосеках более разнообразен, чем в лесу: помимо лесных видов (A. flavicollis, A. sylvaticus, Cleth. glareolus), здесь получают широкое распространение виды, свойственные открытым местам (M. arvalis, P. majori, Mus musculus, M. minutus), а также эйритоп— A. agrarius.

6. По мере зарастания лесосек густым молодым лесом экологические условия (кормовые, микроклиматические) изменяются для грызунов в худшую сторону; в связи с этим обедняется их видовой состав (исчезают M. arvalis, M. musculus и M. minutus), а также снижается общая плотность населения. Лесные виды (A. flavicollis, A. sylvaticus и Cleth. glareolus) появляются в большом количестве лишь в тех молодых лесах, в составе которых имеется лещина, и обычно в годы хорошего ее плодоношения.

7. Численность грызунов находится в зависимости от запасов урожая семян древесных пород в лесу. Годы массового размножения обычно совпадают с годами обильного плодоношения деревьев и кустарников, дающих наиболее калорийный корм (дуб, бук, лесной орех, каштан и пр.). Интервалы между урожайными годами этих пород деревьев и кустарников соответствуют периодам депрессии размножения

грызунов, массовой их гибели и сохранения их в минимуме в лесу до следующего урожайного года.

8. На лесосеках, захламленных порубковыми остатками и заросших травяным покровом (особенно злаковых) с наличием значительных зарослей кустарников-ягодников (ежевика, малина), общая плотность населения грызунов, вследствие более стабильных кормовых условий на них и большей защищенности от хищников, подвержена меньшим колебаниям в сравнении с численностью грызунов в других стациях леса. Такие лесосеки среди общего массива леса для мышевидных грызунов являются «стациями переживания» условий, неблагоприятных в кормовом, защитном и микроклиматическом отношениях.

9. В связи с большим увеличением масштаба сплошных рубок деревьев, удельный вес площадей, занимаемых лесосеками, в лесных массивах значительно возрос. Такое изменение обусловило в периоды интервалов плодоношения древесных пород сохранность мышевидных грызунов в большем количестве и на большей площади, чем это имело место до сплошных рубок леса и возникновения на них новых стаций — «лесосек», благоприятных для обитания ряда видов мышей и полевок. Следствием этого явилось более быстрое нарастание численности грызунов в годы после депрессий; массовое появление грызунов в лесах стало возможным в значительно более короткие сроки, чем это было раньше, при отсутствии лесосек среди лесных массивов.

10. Наблюдениями и экспериментальными исследованиями в природных условиях лесного хозяйства установлено: а) благоприятные условия для обитания грызунов на лесосеках создаются в основном в результате наличия на них корма, убежищ и защиты от хищников и неблагоприятных условий погоды; б) радикальным средством для ограничения численности мышевидных грызунов на лесосеках является изменение экологических условий в местах их обитания путем своевременного удаления с лесосек порубковых остатков (еще лучше с выкорчевкой пней), уничтожения лишних кустарников (особенно ежевики, малины) и выкашивания травяного покрова до созревания семян доминирующих видов растений.

Литература

1. Калабухов Н. И., Закономерности массового размножения мышевидных грызунов, Зоологический журнал, т. XIV, вып. 2, 1935.—2. Наумов Н. П., К вопросу о стационарном распределении мышевидных грызунов, Уч записки МГУ, XIII, 1937.—3. Першаков А. А., Биоценозный метод борьбы с лесными грызунами, Сборник трудов Поволжского лесотехнического ин-та, № 2, 1939.—4. Першаков А. А., Борьба с мышами в нагорных дубравах, Изв. Поволжского лесотехнического ин-та, вып. 4, 1934.—5. Свириденко П. А., Размножение и гибель мышевидных грызунов, Труды по защите растений, IV, вып. 3, Ленинград, 1934.—6. Свириденко П. А., Мышевидные грызуны и меры борьбы с ними, Сельхозгиз. Москва. 1942.—7. Свириденко П. А., Мыши, полевки и меры защиты урожая от них, Сельхозгиз, 1938.—8. Свириденко П. А., Грызуны — вредители пробкового дуба и роль лесокультурных мероприятий в ограничении их численности, журнал Лесное хоз-во, № 6, 1940.—9. Свириденко П. А., Питание мышевидных грызунов и значение их в проблеме возобновления леса, Зоологический журнал, XIX, 1940.—10. Степанов Н. И., Древесные семена и их свойства, 1925.—11. Фенюк С. К., Влияние земледелия на численность мышевидных грызунов и биологические обоснования борьбы с ними, Вестн. микроб., эпидем. и параз., № 16, 1939.—12. Формозов А. Н. и Кирис И. Б., Деятельность грызунов на пастбищах и сенокосах, Уч. записки МГУ, XIII, 1937.

ON THE ROLE OF HUMAN ACTIVITY UPON THE FLUCTUATION IN NUMBER OF FOREST MOUSE-LIKE RODENTS

P. A. SVIRIDENKO

Zoological Institute of the State University of Moscow

Summary

Forestry seriously affects the rodent's habitats and hence the composition, the distribution and the population density of mouse-like rodents. An increased density is being observed in forest with trees having holes, with the ground covered by decaying wood, and trees cut for defence against the tanks during the war time. Measures taken for forest amelioration change the relative abundance of species hand in hand with the reduction of their total number.

On glades which appear after forest cuttings without a interruption, the rodents disappear almost entirely. But on the next and on the following years, parallel to grass and bush growth, these places get populated not only by forest mice (A. flavicollis, A. sylvaticus, A. glareolus), but by rodents which are more common in open places (M. arvalis, A. agrarius, M. minutus and others).

On glades, where the wood has been cut previously, covered by glass and bushes, the total rodent density of population is subjected to a reduced variability as compared to other habitats due to the stability of food and a better protection from the ennemies. A reduction of the species composition has been observed on glades with young tree growth as well as a pronounced reduction of their total density of population.

By cutting bushes producing different berries and moving gras before seed maturation a pronounced density reduction of all species of rodents can be obtained which, in its turn, reduces their injurious activity.

ЗООЛОГИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ
ТОМ XXIV 1945 ВЫП. 6

ОЧЕРК ЭКОЛОГИИ ИССЫК-КУЛЬСКОГО РЕЛИКТОВОГО СУСЛИКА (CITELLUS RELICTUS KASCHK.)

Ю. М. РАЛЛЬ

Из Пржевальского пункта Фрунзенской противочумной станции

Введение

Экология и даже распространение реликтового суслика (Citellus relictus Kaschk.) очень мало известны, несмотря на его большое значение как вредителя посевов и возможное его участие в чумных эпизоотиях.

В последние годы я был занят изучением животно-растительных ландшафтов Иссык-Кульской котловины. Одним из первых объектов изучения и послужил для меня реликтовый суслик, заселивший с древних времен побережья озера Иссык-Куль. В 1942—1943 гг. мы вели стационарные работы по изучению сусликов в районе их наибольшей концентрации — в предгорьях окрестностей ущелья Джуука (южный берег озера). Помимо того, экскурсионно был обследован весь ареал распространения сусликов в Прииссыккулье. Было добыто 2498 экз., из которых только 5 экз.— на северном берегу озера.

В одной из кратких поездок по обследованию сусликов принимала участие Г. В. Квитницкая. Значительное содействие в полевых работах в 1943 г. мне оказала зоолог противочумного пункта Е. В. Лихонина, которой я также обязан за помощь в составлении настоящего очерка. Особую признательность я приношу доктору биологических наук И. Г. Иофф за труд по определению собранных блох сусликов и проф. С. И. Огневу за ценные указания.

Большой объем собранных, но лишь частично обработанных материалов и перспектива дальнейших полевых работ позволяют пока придать очерку экологии реликтового суслика характер предварительного сообщения.

Систематические заметки

До описания реликтового суслика Кашкаровым [4] под именем C. musicus relictus, а затем им же [5] и Оболенским [6] в качестве самостоятельного вида — C. relictus, зоологи имели об этом суслике самые смутные представления. О сусликах Иссык-Кульской области долгое время вообще не было сведений, пока на сцену не выступил единственный экземпляр, пойманный у города Пржевальска еще в 1906 г., а затем, спустя долгое время, переделанный в тушку Шнитниковым и поступивший в Зоологический музей Академии Наук СССР. Этот экземпляр был признан рядом зоологов за C. alaschanicus Büchn. Находка эта совсем затемнила

вопрос о сусликах центрального Тянь-Шаня, а способ проникновения алашаньского суслика из Монголии в Иссык-Кульскую котловину, по словам Огнева [7], составил зоогеографическую проблему. Вопрос осложнялся скудостью материалов и о C. alaschanicus, описанном также по единичным экземплярам из сборов Пржевальского (хр. Ала-Шань, 1880 г.) Бихнером [2].

Выловленные мною и осмотренные 2500 экз. сусликов из различных точек иссык-кульского ареала (в том числе и из окрестностей г. Пржевальска) ничем не отличаются друг от друга, за исключением 5 экз. с северного берега. Все они имеют довольно светлую окраску и голую ступню (в отличие от опушенной стопы C. alaschanicus). Можно выразить уверенность в том, что поимка в 1906 г. у г. Пржевальска какого-то особенного суслика не могла иметь места. Суслик, видимо, долго хранился, был основательно испорчен, да к тому же переделывался в тушку без черепа. Таким образом, либо все суслики южного берега озера Иссык-Куль есть не что иное, как алашаньские суслики, либо же они представляют собой форму C. relictus.

Что касается 5 экз., пойманных на северном берегу озера у пос. Григорьевка, то они резко отличались от южной формы своей темной рыжевато-серой окраской спинки и темным хвостом, походя на C. relictus из сборов Серебренникова на склонах хребта Кавак-Тау (коллекция Гос. киргизского педагогического института).

Вполне вероятно, что реликтовый суслик тождествен алашаньскому, образуя его тянь-шаньскую форму, распавшуюся, помимо этого, на ряд местных рас от отрогов Гиссарского хребта до подножий Хан-Тенгри (Нарын-Кольский район восточного Казахстана). Это обстоятельство может быть выяснено только после сличения всех имеющихся материалов.

Вследствие малой изученности реликтовых сусликов в различных частях его разорванного ареала распространения, не лишне будет привести описание их южно-иссык-кульской формы, которой пока еще нельзя придать самостоятельного значения. Коллекция сусликов этой формы (21 экз.) передана мною проф. С. И. Огневу.

Главным отличительным признаком наших сусликов является светлая, желтовато-серая окраска спинки, переходящая в области хребта в рыжевато-темную размытую полосу. Неясно ограниченные рыжеватые крапинки создают по всей спинке заметную ступенчатую пестрину, которая отсутствует на боках, где постепенно светлеющая шерсть не составляет резкой границы с желтовато-белесыми волосками брюшка на просвечивающем дымчато-сером фоне. Макушка головы серая с желтизной и мелкими седыми волосками. Вокруг глаза тонкое желтовато-белое кольцо. Длинный хвост хорошо опушен, и его концевые волосы составляют веер длиною 25—30 мм. Волосы трехцветны: рыжевато-желтые у основания, затем черные, у окончания желтовато-седые. В массе они создают рыжеватый фон верха хвоста (снизу чисто рыжий), затем черновато-седую полосу и, наконец, желтовато-белую кайму, шириною не менее 5 мм. Ступня задней лапы полностью оголена (табл. 1).

Таблица 1

Некоторые признаки C. relictus южного берега озера Иссык-Куль

Признак	Самцы (10 экз.)		Самки (7 экз.)	
	средн.	макс.	средн.	макс.
Длина тела (для 50 экз.)	234,2	275,0	231,6	268,0
Длина хвоста (для 50 экз.)	72,4	80,1	67,0	69,3
Длина хвоста в процентах от длины тела	30,9	32,3	20,2	24,1
Кондило-базальная длина черепа	47,0	48,4	45,5	46,8
Затылочная ширина	21,4	22,0	21,0	21,9
Скуловая ширина	32,2	33,5	31,3	32,3
Длина носовых костей	17,9	18,8	17,0	18,3
Длина верхней диастемы	11,3	12,8	10,7	11,2
Длина верхнего зубного ряда	12,6	13,1	12,5	13,5

Измерениям подверглись старые самцы и самки, выловленные тотчас после пробуждения от спячки в марте 1943 г. Данные свидетельствуют о значительном диморфизме между самцами и самками, в особенности по признаку относительной длины хвоста.

Распространение сусликов в Иссык-Кульской котловине

В течение двух лет я тщательно обследовал границы ареала распространения сусликов. В настоящее время география иссык-кульских

сусликов довольно ясна. На южном берегу озера расположены основные по численности колонии этих грызунов. Здесь они распространены от р. Ак-Су (9 км восточнее г. Пржевальска) на запад до водораздела между рр. М. Джергальчак и Ак-Терек (65 км западнее г. Пржевальска). Заселяя эту территорию местами от самого берега озера (1650 м над уровнем моря), суслики проникают по предгорьям и долинам ущелий на расстоянии до 20 км от озера, и их поселения иногда языками входят в нижнюю границу лесной зоны (до 2400 м абс. выс.). Южная площадь, занятая сусликами, составляет около 1400 км².

На северном берегу озера восточная граница ареала лежит у поселка Каменка, западная — у поселка Пришиб, причем суслики совершенно не заходят в предгорья и рассеяны редкими и мелкими колониями в низменно-береговой полосе. Северная площадь, занятая сусликами, составляет около 200 км². Таким образом, в Иссык-Кульской котловине суслики заселяют территорию около 1600 км² = 160 000 га.

Точные границы ареала сусликов указаны на рисунке.



Схематическая карта распространения Citellus relictus по берегам оз. Иссык-Куль. Двойной штриховкой обозначена лесная зона. *1*—западный климатический участок, *2* — переходный климатический участок, *3* — восточный климатический участок

Места обитания и численность сусликов

Еще Кашкаров в первых описаниях реликтовых сусликов отмечал их приуроченность к сухим пологим равнинам на абсолютной высоте около 2000 м с типчаково-степной растительностью при наличии сильного скотобоя. Подобного рода ландшафт является излюбленным и для иссык-кульских сусликов. Для основного участка их распространения (близ ущелья Джуука) характерны сухие предгорья с пологими округлыми холмами и полупустынно-степной растительностью на толщах лёссовидных отложений. Местами склоны покрыты грядами мелких и крупных гранитных валунов, порою же они открывают оголенные обнажения мощных красных глин.

В средней полосе предгорий (1800—2200 м) распространен разреженный полынно-злаковый покров. Основными компонентами его служат полынь (Artemisia terrae alba), типчак (Festuca sulcata) с значительной примесью осочки (Carex stenophylla) и низкорослой караганы (Caragana auranthiaca).

По суглинистым низинкам появляются лужайки полынка (A. austriaca) и полупустынного лука (Allium desertorum). Весною по холмам расцветают редкие желтые тюльпаны (Tulipa tianschanica), ирисы (Iris tenuifolium), гусиный лук (Gagea pusilla). По лощинам в тени камней и высоких караган находят защиту

горный чеснок (Allium), мята (Mentha) и тимьян (Thymus). Местами на небольших плоскогорьях развивается лишь чахлый осоковый покров, совершенно выгорающий к середине лета и обнажающей бурую лёссовую равнину.

Влияние скотобоя от прогона медленно кочующих из низин в горы стад овец здесь проявляется чрезвычайно сильно, и уже к началу июня трудно найти хоть одну нетронутую травинку.

Животный мир этой местности чрезвычайно скуден. По лощинкам держатся редкие барсуки (Meles meles), немногочисленные зайцы-песчаники (Lepus Tibetanus), единичные лесные мыши (Apodemus sylvaticus) и хомяки (Cricetulus migratorius). Из лесной зоны залетают на охоту за сусликами беркуты (Aquila chrysäetus). Весьма обильны чеканы-каменки (Oenanthe deserti), всюду перепархивающие с камня на камень, встречаются изредка ящерицы (Lacerta agilis) и змейки — щитомордники (Anzistrodon hallys).

Это сообщество лёссово-каменистой полупустынной степи очень характерно для реликтового суслика в Приисссыккулье, хотя вследствие охото-промыслового истребления численность его здесь заметно сократилась.

Верхняя полоса предгорий граничит с зоной лугостепной растительности, спускающейся языками по влажным северным шлейфам хребта Терскей-Алатау. Уже на высотах 2200—2400 м припечные склоны холмов и днища поперечных долин покрываются однородной злаково-полынной степью. Типчаковый покров становится более высоким и однородным. На северных склонах появляются элементы лугостепи: луговой мятлик (Poa), зубровка (Hierochloë), герань (Geranium), одуванчик (Taraxacum), шалфей (Salvia), ветреница (Anemone), щавель (Rumex), зопник (Phlomis), крупки (Draba), отдельные сочно-зеленые кусты барбариса (Berberis). Ближе к ельникам (Picea Schrenkiana), на крутых косогорах, луга принимают все более мезофильно-широколиственный характер и покрываются группами кустарников (преимущественно таволгой — Spiraea), граничащих с опушкой леса на высоте около 2500 м.

В средней полосе предгорий суслики населяют склоны и днища многочисленных извилистых ложбин, избегая плоских открытых пространств. Охотно расселяются они и среди камней, под стенками старых дувалов, на крутых глинистых косогорах. Используя давно принятую мною методику подсчета зимовочных нор в весенний период (Ралль и Демяшев [8]), я нашел, что в оптимальных местообитаниях этой полосы плотность перезимовавших сусликов не превышает 9—10 экз. на 1 га при плотности нор всех типов не более 100 на 1 га. В период расселения молодняка (июнь) плотность повышается на короткое время до 25 экз. на 1 га, но быстро снижается в результате высокой смертности сеголеток и залегания старых особей в спячку.

В верхней полосе предгорий численность сусликов более высока. Здесь их почти не тревожат охотники-заготовители, а близость участков степной и луговой растительности создает оптимальные условия существования. Значение таких стыков различных местообитаний для жизни малого суслика (C. pygmaeus) было в свое время хорошо показано Н. Бирулей [1] и выявляется при изучении многих грызунов. В верхней полосе на степных пологих склонах численность реликтовых сусликов достигает весною 25 экз. на 1 га при 200 норах, а в июне можно находить участки с плотностью сусликов различного возраста до 50 экз. на 1 га с количеством нор до 350.

Самые крайние небольшие поселения сусликов на высоте 2400 м все же никогда не входят в луговую зону, а ютятся по остепненным буграм, причем животные совершенно не посещают опушки леса, находящегося от них всего лишь на расстоянии 150—200 м. В этом отношении наши суслики резко отличаются от кавказских горных сусликов (C. musicus), заселяющих лесные поляны и высокоствольные сосняки (Свириденко [9]).

Поведение и образ жизни

Реликтовый суслик — молчаливое и очень осторожное животное. На большом расстоянии внимательно следит он за неподвижной головой наблюдателя, спрятавшегося в камнях, и вдруг стремглав бросается

к норе, заметив движение глаз человека. В минуты возбуждения он быстро ударяет своим пушистым хвостом о землю, и, разевая рот, издает едва слышный сдавленный писк. Из садка с сусликами несутся иногда странные мурлыкающие звуки, напоминающие морских свинок и переходящие в какие-то шелестящие вздохи. «Мурлыканье» слышится иногда и из нор сусликов, в особенности в период гона.

Цепко и бесшумно взбираются суслики на крутые склоны или даже на ветви высоких караган, поедая желтые сладковатые цветы, незаметно пасутся на лужайках или подолгу неподвижно лежат на больших камнях, греясь в лучах солнца. Очень редко приходится видеть суслика, вставшего столбиком.

В короткий период гона суслики ведут себя менее скрытно. В это время можно видеть сценки драк самцов или борьбы самца с самкой. Но проходит весна, и суслики вновь становятся скрытными и совершенно незаметными для неопытного наблюдателя.

Как и все суслики, наши зверьки весною выходят из нор не ранее 8—9 час. утра и пасутся с перерывами весь день до заката солнца. В летние жаркие дни их пребывание на поверхности падает на раннее утро и вечер. Ближе ко времени залегания (июнь — июль) суслики становятся мало активными и подолгу отсиживаются в норах. Для зимовки, как и для жизни в весенне-летний период, старые суслики, по возможности, используют свои основные норы в течение нескольких лет.

Норовая деятельность. Питание

Норы реликтового суслика устроены относительно просто, за исключением тех, которые расположены в каменных грядах и следуют извилистыми щелями между камнями. Настоящие глубокие вертикальные шахты отсутствуют, но выходы зимовочных нор обязательно заворачивают вверх у самой поверхности и заканчиваются правильным круглым отверстием. Эти выходы суслики забивают небольшой земляной пробкой на ночь, а иногда и днем; так же как это делают тушканчики. Так они поступают до начала лета. Последний случай нахождения пробки был отмечен 22 мая.

Глубина зимовочной гнездовой камеры составляет всего 100—150 см. Зимовочные норы приурочены к положительным элементам рельефа. Норы иных типов у реликтового суслика сходны с общеизвестными норами степных сусликов. Следует лишь отметить отсутствие агрегатов-курганчиков и даже заметных выбросов у отдельных нор.

После выхода из спячки суслики, как это было указано, придерживаются своих зимовочных нор. В середине апреля начинается усиленная расчистка своих убежищ беременными самками. Выводки приносятся как в зимовочных гнездах, так и в мелких временных норах всего на глубине 50—60 см. В конце июня можно повсюду застать копающихся молодых и старых сусликов, занятых поисками самостоятельных убежищ либо подготовкой нор к новой зимовке.

Реликтовые суслики пробуждаются очень жирными (жир составляет 25—30% общего веса) и в первые 10—15 суток почти ничем не питаются. Зелени в природе в это время нет, а раскопка клубней и луковиц в весенний период нашим сусликам совершенно не свойственна. Запаса корма они также не имеют.

К концу марта суслики полностью расходуют жировые отложения, весьма истощаются и начинают питаться зеленым кормом. Таковым им служат главным образом надземные части типчака, полыни, осоки, мяты, цветы караганы. Среди лета, при общем выгорании степи, суслики явно ищут западины с более сочной растительностью, массово

выкапывают луковицы Allium (совершенно не трогая тюльпанов), там, где возможно, переселяются ближе к берегам арыков, клеверникам, посевам. Пища их становится очень разнообразной, в особенности в верхней полосе предгорий с их богатыми разнотравными лугами.

Периодические явления в жизни реликтовых сусликов

В средней полосе предгорий суслики пробуждаются от спячки около 1 марта, в условиях неустойчивой снежной погоды, при средней температуре воздуха на 2—3° ниже нуля и температуре почвы на уровне гнезда +1—1,5°. Отрицательные температуры воздуха сохраняются в течение всего марта, и воздух начинает прогреваться только в середине апреля. Частые снежные метели заставляют иногда только что пробудившихся сусликов отсиживаться по несколько суток в норе.

В табл. 2 привожу данные, характеризующие периодические явления в жизни сусликов.

Таблица 2

Сроки периодических явлений в жизни сусликов

Пробуждение от спячки (adultus)		Гон	Первая и последняя беременность	Первые и последние роды	Начало выхода молодняка	Массовое расселение молодняка	Начало залегания в спячку		
							adultus		subadultus
♂♂	♀♀						♂♂	♀♀	♂♂ и ♀♀
25.II	5.III	Март	15.III—10.V	11.IV—5.VI	15.V	Июнь	15.VI	10.VII	15.VIII

Естественно, что в зависимости от абсолютной высоты местности периодика жизни сусликов имеет различия в сроках до 15—20 суток (если брать побережье озера и верхнюю полосу предгорий).

Можно было бы привести таблицу сезонных изменений веса сусликов, но она слишком громоздка для данной статьи, так как приходится по отдельности учитывать вес беременных, яловых и ощенившихся самок. Укажем лишь, что, пробуждаясь от спячки, старые самцы весят около 320 г, а самки 270 г. Перед залеганием в спячку они весят в среднем соответственно 486 г и 347 г. Наибольший вес наблюдается в июне — у самца 700 г и у самки 530 г. Молодые сеголетки расселяются для самостоятельной жизни при весе около 170 г и залегают в спячку при весе в 300 г.

Сезонные изменения длины тела по данным 1943 г., отражающие как процессы роста, так и возрастной состав стада, приведены в табл. 3. Таблица эта требует пояснения, так как содержит видимые

Таблица 3

Сезонные изменения длины тела сусликов
(округленно до 10 мм)

Месяц	Старые ♂♂			Старые ♀♀			Сеголетки ♂♂			Сеголетки ♀♀		
	n	M	max	n	M	max	n	M	max	n	M	max
Март	50	235	250	48	223	240	—	—	—	—	—	—
Апрель	222	234	260	273	228	330	—	—	—	—	—	—
Май	126	244	270	193	225	260	67	181	220	65	177	210
Июнь	24	250	270	104	236	280	157	195	240	157	189	230
Июль	8	220	240	29	202	220	73	213	240	60	209	250

противоречия. Падение размеров старых животных в июле отражает тот факт, что к этому времени в природе бодрствуют наиболее молодые возрастные группы (родившиеся в предыдущем году). Более же старые и крупные суслики залегли в первую очередь и в активном состоянии уже не встречаются.

Выше были приведены данные о весе и жировых запасах, характеризующие отличное состояние пробуждающихся старых сусликов. Дополнительно приведу данные по изменению числа эритроцитов и содержания гемоглобина в крови суслика. В 1943 г. у сусликов изучалась картина крови (число эритроцитов, лейкоцитов, Hb%, формула белой крови). Кровь бралась у голодных животных после пребывания в садке. Вследствие ненадежности цветного стандарта (по Sahli) данные о содержании гемоглобина имеют лишь взаимно-сравнительную ценность (табл. 4).

Таблица 4

Число эритроцитов (в 1 мм³) гемоглобина в крови старых сусликов

Месяц	Самцы			Яловые самки			Беременные самки			Ощенившиеся самки		
	число сусликов	число эритроцитов	Hb %	число сусликов	число эритроцитов	Hb %	число сусликов	число эритроцитов	Hb %	число сусликов	число эритроцитов	Hb %
Март	7	7 500 000	60,0	8	7 365 000	62,8	6	7 025 000	56,3	—	—	—
Апрель	14	6 590 000	53,7	2	6 375 000	60,0	18	5 616 000	54,7	3	3 660 000	48.3
Май	7	6 560 000	64,2	—	—	—	—	—	—	—	—	—
Июнь	4	7 100 000	65,0	4	7 150 000	—	—	—	—	—	—	—

При своей отрывочности эти сведения все же отражают влияние весеннего гона, линьки, беременности и пр. на состояние крови сусликов. Следует помнить, что повышение содержания гемоглобина связано не только с числом эритроцитов, но и со средней площадью этих телец (Калабухов и Раевский [3]).

Размножение сусликов идет крайне неровно, в зависимости от включения различных возрастных групп в различные сроки. Срок ношения эмбрионов составляет около 25—28 суток. Количество эмбрионов показано в табл. 5.

Таблица 5

Число эмбрионов	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	*n*	*M*
Число случаев	3	6	12	54	121	133	86	44	12	2	473	5,8

Среднее число резорбированных эмбрионов составляет по нашим наблюдениям (для всего материала) всего лишь 0,15 на одну самку.

В 1943 г. за период размножения было найдено 242 беременные самки из всех 419 старых самок (57,7% беременных). Но в действительности данные эти ошибочны, так как нам неизвестно будущее генеративное состояние самок, попавших на лабораторный стол. Аналогичная методическая ошибка присуща многим работам и повторена в недавней статье Ларионова (1943). В действительности число размножавшихся самок у нас составило 86,4%, когда мы изучили матки сусликов после окончания сезона размножения, т. е. после 10 мая

(205 ощенившихся самок на 237 всех самок, выловленных после этого срока).

Чрезвычайно недружный, растянутый выход суслят из выводковых нор продолжается до середины июня, когда основная масса их более старших сотоварищей уже расселяется по самостоятельным убежищам. В период массового расселения уже начинается залегание в спячку старых сусликов, в первую очередь некоторых ожиревших самцов, затем самцов более молодого возраста. Начиная с первой декады июля к ним присоединяются и старые самки. Одна из залегших самок была вырыта нами 26 июля в зимовочной норе, находившейся под наблюдением. Зверек лежал в большом сухом гнезде на глубине 150 см, забив землей выход на протяжении 50 см. Суслик с холодным на-ощупь телом слабо шевелился, не раскрывая глаз. Извлеченный из норы, он вскоре пробудился и стал активным. При весе 360 г количество жира составляло у него всего 100 г (около 28%). Желудок и тонкие кишки оказались совершенно пустыми и сморщенными, но в прямой кишке находилось около 20 зерен сухого сформированного кала.

Ведя систематические наблюдения за температурой воздуха и почвы, можно указать, что старые суслики начинают залегать при средней температуре воздуха 13—20° и температуре почвы (на уровне гнезда) около 12°.

Что касается характеристики сроков активности молодых сусликов, то, к сожалению, работа прервалась 31 июля, и о времени их залегания я могу судить лишь по опросным сведениям.

Периодические явления в жизни сусликов могли быть показаны в пределах данного очерка только лишь приведенными отрывочными данными, но я надеюсь осветить этот вопрос, как и многие другие, более подробно в готовящейся монографии о реликтовом суслике.

Хозяйственное значение

Вряд ли в условиях пастбищного хозяйства реликтовые суслики могут принести ощутимый вред в их полупустынных местах обитания. Но с расширением земледелия пахотные участки приблизились к колониям сусликов, в особенности за последние годы, когда стали интенсивно использоваться плодородные суглинки западин в предгорьях. Суслики охотно посещают посевы пшеницы, ячменя, клеверные луга, и я сам наблюдал протоптанные ими дорожки среди посевов. Все же на основных массивах поливных полей существование сусликов совершенно невозможно, за исключением немногих особей, приносящих вред в значительно меньшей степени, чем, например, домашний скот при случайных потравах.

Эпидемиологическое значение реликтовых сусликов не доказано и почти невероятно в условиях чумного благополучия обитаемых ими участков. Однако следует помнить о роли сусликов вообще как носителей чумного вируса во многих чумных очагах. В верхней полосе предгорий суслики почти вплотную соприкасаются с нижними колониями сурков и, хотя все склоны Иссык-Кульской котловины не содержат чумной опасности, однако возможность случайного заноса не исключена. В таком случае несомненно вовлечение сусликов в эпизоотии в качестве передаточного звена между сурками и сельскохозяйственной зоной.

Шкурка реликтового суслика имеет определенную ценность, в особенности в первые недели после весеннего выхода из нор. К сожалению, по нерасторопности органов Заготживсырья охота на сусликов (капканами) начинается значительно позднее. Мизерные объемы заго-

товок суслика в Иссык-Кульской котловине (в пределах 15—20 тыс. экз.) вообще могут быть значительно повышены.

Жир суслика, как известно, с успехом используется для мыловарения, а из остатков тушек вырабатывается удовлетворительная колесная мазь. Таким образом, суслики могут быть использованы полностью без остатка.

Мясо суслика, которым я подолгу питался, отличается хорошим вкусом (в особенности в вареном виде), и только традиционным предубеждением и преувеличенной боязнью можно объяснить забвение этого природного, легко доступного пищевого сырья.

Причины, ограничивающие ареалы реликтового суслика

В начале работ по изучению сусликов мне оставались непонятными те причины, которые ограничивают распространение этих грызунов по берегам Иссык-Куля и сосредоточивают их в двух противолежащих участках. При беглом осмотре побережья, вне ареала сусликов, всегда казалось, что имеется немало отдельных участков, оптимальных для их жизни. Анализируя возможную роль рек, характера сельского хозяйства и всей деятельности человека, я убеждался, что эти факторы, конечно, не в состоянии осветить процесс крайне древнего расселения реликтового суслика в Тянь-Шане.

Помимо наличия высотных зон, определяющих вертикальную смену горных ландшафтов, в Иссык-Кульской котловине ярко выражены горизонтальные климатические участки. Влияние их ощущается далеко за пределами котловины. С востока на запад низкогорная каштаново-черноземная степь с интенсивным земледелием сменяется полынно-солянковой, местами каменистой, пустыней, принимающей наиболее унылый и безжизненный облик у западной оконечности озера. Группировки мышей и полевок заменяются песчанками и тушканчиками. Количество годовых осадков соответственно падает от 450 до 100 мм. Между этими крайними типами лежит переходный климатический участок (см. карту на стр. 363). Количество годовых осадков здесь составляет около 300 мм, и здесь же проходит граница снегового покрова, совершенно отсутствующего в западном участке. Помимо этого, северному берегу присуща наиболее сухая вариация климата, вследствие сильного прогревания склонов хребта Кунгей-Алатау прямыми солнечными лучами.

Выше я кратко описывал места обитания сусликов только в их наиболее оптимальном участке. В колониях северного берега единичные суслики, накануне своего полного вымирания, ютятся по самому побережью на небольших незапаханных буграх среди полей, так как выжженные каменистые предгорья лишены типчакового покрова. В северных колониях сусликов ясно видно новейшее влияние человека, производящего с недавних пор засев больших площадей побережья, при невозможности обосноваться этим грызунам выше в предгорьях.

Ближе к г. Пржевальску, на краю восточного влажного климатического участка малочисленные суслики заселяют лишь отдельные склоны или небольшие пустынные плато у озера, так как, кроме обширных поливных полей, окружающие их луго-степи и луга явно непригодны к заселению их сусликами. Здесь отсутствует типчак, разнотравье образует высокий травостой, всюду раскиданы природные заболоченные участки, почва и грунт богаты влагой.

По мере движения от переходного участка к западу по южному, а в особенности по северному берегу, суслики встретили бы иную противоположность: полынно-солянковую пустыню с знойным, сухим климатом и отсутствием сочной растительности во вторую половину лета.

В таких условиях кое-как выжили бы старые суслики, но их потомство, начиная с июля, было бы обречено на гибель.

Таким образом, только переходный тип ландшафта в пределах переходного климатического участка и может обеспечить жизнь реликтового суслика. О том, что суслики эти крайне консервативны и неспособны к расширению своего ареала за счет новых местообитаний, помимо всех наблюдений, свидетельствуют и прямые доказательства. Северная и южная колония сусликов так давно изолированы друг от друга (несмотря на близость их), что дали две самостоятельные местные расы. Обрабатывая сборы блох с наших сусликов (южного берега), И. Г. Иофф обратил внимание на один любопытный зоогеографический факт. Среди 750 собранных блох преобладает Neopsylla setosa (84,9%). Кроме нее встречены N. teratura, Rhadinopsylla bivirgis, Rhadinopsylla (Rectofrontia) sp., Frontopsylla frontalis, F. elata, Amphipsylla anceps и ни одного экземпляра широко распространенных сусликовых видов Ceratophyllus. В то же время в сборах блох с сусликов Нарын-Кольского района (Вост. Казахстан), по данным О. А. Фединой, наряду с видами Neopsylla, в достаточном количестве были обнаружены блохи Ceratophyllus relicticola sp. n. Это свидетельствует о давней и ненарушаемой изоляции нашей колонии от нарын-кольских сусликов, отделенных невысоким хребтом Сан-Таш, вследствие наличия непреодолимого для них участка с мезофильной растительностью.

Жизненная форма реликтового суслика такова, что, будучи весьма стенотопным животным, он тесно привязан к лёссово-типчаковой полупустыне с сухим и мягким грунтом, сочной растительностью западин и близостью высотной луго-степной зоны с ее кормовыми преимуществами. Прародительницей реликтового суслика является полупустынная степь, с которой он связан с незапамятных времен, от которой он не может удалиться более чем на несколько сотен метров. И хотя смежная луго-степь гостеприимно встречает суслика, предоставляя ему необходимый сочный корм, не она, однако, определяет место постройки его зимовочной норы или выведения потомства. Материалы по характеристике мест обитания реликтового суслика в других участках Тянь-Шаня очень скудны, но все же свидетельствуют о выборе им аналогичного ландшафта.

Возникнув как жизненная форма в сухих монгольских степях, реликтовые суслики рано заселили Тянь-Шаньское нагорье, что позволяет предполагать наличие в прошлом обширных степных участков, тянувшихся полосой от Джунгарии через Иссык-Кульскую котловину к Зеравшанскому хребту. В дальнейшем климатические изменения оставили лишь современные реликтовые сухостепные участки предгорий, в которых только и мог укорениться реликтовый суслик.

Выводы

1. Иссык-кульские суслики заселяют два противолежащих участка по берегам озера Иссык-Куль в пределах 1600—2400 м над уровнем моря. В небольшой колонии северного берега суслики крайне малочисленны и принадлежат к типичной форме. На южном берегу сосредоточены основные поселения сусликов.

2. Основным типом ландшафта, с которым связан реликтовый суслик, является низкогорная полынно-типчаковая полупустынная степь, расположенная в местных условиях на лёссовидных грунтах.

3. Границы ареала реликтового суслика в Иссык-Кульской котловине определяются границами распространения полупустынной степи в пределах переходного климатического участка между каштаново-черноземной степью и полынно-солянковой пустыней.

4. Можно предположить, что, возникнув как жизненная форма в сухих монгольских степях, реликтовые суслики расселились в далеком прошлом по Тянь-Шаньскому нагорью вдоль существовавших тогда обширных типчаковых степей. При дальнейших изменениях климата остатки низкогорных степей послужили единственными возможными местами обитания таких стенотопных животных, как реликтовые суслики.

Литература

1. Бируля Н., Экологические закономерности распределения малого суслика (Citellus pygmaeus Pall.) в пространстве, Сборник Ин-та зоологии МГУ, № 3, 1936.— 2. Бихнер Е., Научные результаты путешествий Н. П. Пржевальского. Млекопитающие, вып. 4, 1890.—3. Калабухов Н., Раевский В., Цикл жизни малого суслика (Citellus pygmaeus Pall.) и закономерности в развитии чумной эпизоотии. Вестн. микр., эпидем. и паразит., т. XIII, вып. 3, 1934.—4. Кашкаров Д., Грызуны Западного Тянь-Шаня, Тр. Турк. научн. об-ва, т. I, 1923.—5. Кашкаров Д., Тр. Турк. научн. об-ва, т. III, 1925.—6. Оболенский С., Руководство к определению сусликов Палеарктики, изд. Стазра, Ленинград, 1927.—7. Огнев С., Грызуны Центрального Тянь-Шаня, Тр. Моск. об-ва исп. прир. юбил. изд., 1940.—8. Ралль Ю. и Демяшев М., Зимовочные норы Citellus pygmaeus Pall. и их использование для вторичной спячки, Вестн. микр., эпидем. и параз., т. XIII, вып. 2, 1934.— 9. Свириденко П., Суслик Большого Кавказа, Citellus musicus Men., и происхождение горной степи, Зоологический журнал, т. XVI, вып. 3, 1937.

THE LIFE OF THE GROUND SQUIRREL, CITELLUS RELICTUS KASCHK., ON THE BANKS OF THE LAKE ISSYK-KUL (CENTRAL TJAN-SHAN MOUNTAINS)

Ju. RALL

Anti-Plague Station, Przevalsk

Summary

Isolated colonies of C. relictus were observed on the southern and northern banks of a lake located high in mountains in a dry Festuca-Artemisia region on loess soils exclusively at the altitude of 1800—2400 m above the sea level.

The southern and northern colonies are populated by distinct races, which indicates a long geographic isolation.

The squirrels are absolutely silent animals digging their burrows on rocky slopes. They are very active and inhabit very steep slopes and often climb upon branches of desert bushes (Caragana), procuring flowers and fruits.

Under conditions of moderately cool climate the squirrels wake up about the 1-th of March and fall into dormancy (the grown up specimens) in the middle of July. The spreading of youngs take place early in June and they fall into dormancy in the middle of September.

The largest density of population of squirrels (50 specimens per hectar) was observed in the upper transitory zone between the semidesert and stepp-meadows at the altitude of 2200—2400 m. The squirrels are using the sappy vegetation reaching the border of fir—tree forest, but never penetrating into it.

ЗООЛОГИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ

ТОМ XXIV 1945 ВЫП. 6

ЖИРОВЫЕ РЕЗЕРВЫ ТАРБАГАНОВ И ИХ ЗАРАЖЕННОСТЬ АСКАРИДАМИ ПЕРЕД ВПАДЕНИЕМ В СПЯЧКУ

В. Б. ДУБИНИН и Л. И. ЛЕШКОВИЧ

Даурское противочумное отделение (начальник отделения — Л. Н. Ленской)

I. Введение

Выполненные до настоящего времени работы по Забайкальскому эпизоотическому очагу не позволили выяснить основные закономерности сохранения чумы в природе, так как большинство из них являлось лишь отдельными наблюдениями по экологии основных носителей инфекции. Существует два предположения: чума хранится либо в тарбаганах, либо в эктопаразитах. Совершенно неизученными являются в очаге другие эпизоотии — нечумного происхождения. Обстоятельное изучение эндемичности очага возможно только с накоплением более глубоких экологических, физиологических и эпизоотологических данных о тарбаганах и на основе анализа структуры и динамики до настоящего времени совершенно не изученного биоценоза степи.

Мы поставили своей задачей изучение вопросов экологии и физиологии основного хранителя чумы в Монголии и Забайкалье — тарбагана Marmota sibirica Radde. В настоящей статье освещаются два из исследованных вопросов. Именно: данные о накоплении у сурков жировых резервов перед спячкой и материалы по их зараженности паразитическими червями.

II. Накопление запасов жира тарбаганами перед спячкой

Осенний период в жизни тарбагана характеризуется усиленной подготовкой животного к спячке. Изменяются некоторые повадки животного (усиленное питание, оборудование норы и гнезда, заселение новых нор, некоторая концентрация многих особей семьи в отдельных норах и пр.), и весьма существенно перестраиваются основные физиологические отправления организма (ожирение, понижение температуры тела, изменение физиологической функции пищеварительной системы и т. п.).

Внешними причинами такой физиологической перестройки организма тарбагана в осенний период являются климатические факторы, действующие как своеобразный раздражитель, замедляющий процессы обмена и жизнедеятельности организма.

Во время зимней спячки тарбаганы не принимают пищу и живут за счет использования запасов жира. Процессы обмена веществ во время зимней спячки, когда основную роль в жизни животного играет жировая ткань, без пополнения белков и углеводов, совершенно не изучены. Тарбаганий жир, исследованный Хоменко в августе — сентябре 1942 г., имел следующие показатели: удельный вес 0,917—0,921, точка плавления +16°, точка застывания —1°, —4°, иодное число

Таблица 1

Месяц исследования	Колебания	Молодые (39 экземпляров)							Однолетки (71 экземпляр)							Взрослые (65 экземпляров)						
		живой вес	вес жира (в г)						живой вес	вес жира (в г)						живой вес	вес жира (в г)					
			внутренний		наружный		общий			внутренний		наружный		общий			внутренний		наружный		общий	
			абс.	%[1]	абс.	%	абс.	%		абс.	%	абс.	%	абс.	%		абс.	%	абс.	%	абс.	%
Июнь	Минимум	120	2,0	1,2	5,0	2,5	7,0	3,7	1320	5,0	0,3	10,0	0,6	15,0	0,9	2560	30,0	1,0	30,0	1,0	60,0	2,3
	Максимум	230	10,0	4,3	20,0	12,5	30,0	16,8	1900	20,0	1,3	40,0	2,8	60,0	4,2	3200	75,0	2,9	97,0	3,2	127,0	5,4
	Среднее	177	5,0	2,3	11,2	6,9	16,2	9,2	1621	12,1	0,7	18,6	1,1	30,7	1,8	2100	48,6	1,6	51,0	1,8	100,0	3,9
Июль	Минимум	190	5,0	1,4	10,0	2,5	15,0	3,9	1800	5,0	0,2	18,0	0,8	23,0	1,0	2870	30,0	1,0	15,0	0,4	60,0	2,03
	Максимум	516	30,0	8,3	40,0	13,3	70,0	21,6	2100	40,0	2,0	30,0	1,5	70,0	3,5	3060	84,0	2,6	60,0	1,7	130,0	3,6
	Среднее	323	12,4	3,9	16,2	5,6	28,6	9,5	1998	18,0	0,8	28,7	1,1	39,5	1,9	3260	54,9	1,7	42,0	1,2	97,0	3,0
Август	Минимум	540	20,0	3,1	15,0	2,9	35,0	6,0	2160	40,0	1,5	45,0	1,8	85,0	3,3	3800	170,0	3,1	60,0	1,3	180,0	4,4
	Максимум	800	50,0	8,3	80,0	11,1	130,0	19,4	2750	60,0	2,5	80,0	3,6	140,0	6,1	4700	230,0	5,6	370,0	9,4	540,0	15,0
	Среднее	660	32,0	4,9	43,0	6,5	75,0	11,4	2474	50,0	2,0	61,8	2,5	111,8	4,5	4100	18,7	4,5	201,0	4,8	388,0	9,3
Сентябрь (1-я половина)	Минимум	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	3100	270,0	6,5	470,0	12,3	740,0	18,8
	Максимум	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	4600	500,0	10,8	1200,0	22,0	1700,0	32,8
	Среднее	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	4009	378,7	9,4	644,5	15,5	1023,3	24,9
Сентябрь (2-я половина)	Минимум	830	30,0	3,6	45,0	4,7	75,0	8,3	2500	140,0	5,6	170,0	6,2	310,0	11,8	3250	215,0	6,9	280,0	7,5	490,0	14,4
	Максимум	1100	60,0	5,9	120,0	14,2	180,0	20,1	2950	300,0	11,8	400,0	13,2	700,0	25,4	4650	400,0	12,8	870,0	22,8	1270,0	35,6
	Среднее	1031	48,6	5,3	89,0	10,2	137,6	15,5	2697	223,7	8,4	305,0	11,8	530,0	20,2	4116	330,0	9,3	518,4	16,7	868,7	26,0
Октябрь	Минимум	—	—	—	—	—	—	—	2300	190,0	7,4	185,0	7,9	375,0	15,3	—	—	—	—	—	—	—
	Максимум	—	—	—	—	—	—	—	3200	320,0	10,7	460,0	17,1	780,0	27,8	—	—	—	—	—	—	—
	Среднее	—	—	—	—	—	—	—	2815	253,0	9,1	325,0	12,1	579,0	21,2	—	—	—	—	—	—	—

[1] Процент к весу тела.

79—89, число омыления 269, число Рейхтмесcля 0,66—0,77, реакция слабо кислая — нейтральная, цвет светложелтый, запах специфический. Жир исследовался в известной степени в денатурированном виде (автоклавирование, длительное хранение и пр.). По нашим наблюдениям, оптимальной для спячки в лабораторных условиях является температура от +10 до +2°. Очевидно, что для благополучного перенесения зимней спячки тарбагану нужно иметь определенное минимальное количество запасного резервного материала в виде жира. Эта величина, вытекающая из сопоставления среднего количества жира у грызунов различных возрастов, залегающих в спячку и вышедших из нее, выражается в цифрах: для молодых особей 100 г, для однолеток 470—500 г, для взрослых особей 770—800 г.

Анализируя по аналогии данные, полученные при детальном исследовании 112 тарбаганов в осенний период, мы столкнулись с фактом неравномерного накопления жира как у отдельных особей, так и у группы особей, выловленных в отдаленном районе (табл. 1).

Причинами подобного неравномерного накопления жира являются:

1. Наличие развитой сети проезжих дорог или скопления большого количества людей в разных точках степи. Это приводит к беспрестанному беспокойству тарбаганов, выходящих на кормежку, к недоеданию и к невозможности накопления большого количества жира. Подтверждением служат следующие цифры среднего количества жира в граммах у тарбаганов разных возрастов, выловленных в течение сентября в разных точках степи[1] (табл. 2).

Таблица 2

Место вылова	Взрослые	Однолетки	Молодые
Участки степи, удаленные от проезжих дорог	995	548	200
Участки степи, прилегающие к проезжим дорогам . . .	825	461	108
Разница	170	87	92

2. Зараженность тарбаганов паразитическими червями и в первую очередь аскаридой тарбагана (Ascaris tarbagani Schulz, 1932). Нами методом полного паразитологического вскрытия обследовано 295 тарбаганов разных возрастов; из них 216 вскрыты осенью. Ascaris tarbagani — крупные круглые черви, самки которых паразитируют в 12-перстной кишке и переднем отделе средней кишки. Экстенсивность заражения в осенний период достигает 50—72% у взрослых тарбаганов, 40—60% у однолеток и 35—45% у молодых. На одну особь тарбагана приходится от 16 до 226 аскарид, в среднем для взрослых и однолеток 27,8 экз. червей, для молодых 12,7 экз. При сильных инвазиях черви полностью закупоривают кишечник и снимают эпителий тонкой кишки на протяжении 30—40 см от желудка. Кишечник сильно вздувается, наружный диаметр его достигает 2—3 см (нормально 0,6—1,2 см). Стенки кишки имеют вид тонкой растянутой пленки, сквозь которую просвечивают белые тела червей. На поперечном разрезе в просвете кишки при сильных инвазиях удается подсчитать до 38—48 экз. червей. В весовом отношении аскариды при инвазии в

[1] 16 сентября одна самка (однолетка), пойманная на бутане, расположенном в непосредственной близости от поселения людей, имела жир общим весом 130 г.

89—123 экз. достигают 1,5—2,01% по отношению к живому весу тела тарбаганов.

Такая сильная инвазия животных аскаридами ведет к резкому исхуданию; при умеренном заражении заметно отставание в накоплении жира. Весовые соотношения внутреннего и подкожного жира зараженных и не зараженных червями тарбаганов, выловленных в одном районе, даются в табл. 3.

Таблица 3

Время исследования	Колебания	Молодые: не зараженные, вес жира	Молодые: не зараженные, %	Молодые: зараженные, вес жира	Молодые: зараженные, %	Однолетки: не зараженные, вес жира	Однолетки: не зараженные, %	Однолетки: зараженные, вес жира	Однолетки: зараженные, %	Взрослые: не зараженные, вес жира	Взрослые: не зараженные, %	Взрослые: зараженные, вес жира	Взрослые: зараженные, %
Август	Минимум	—	—	—	—	85,0	3,3	39,0	2,1	180,0	4,4	135,0	9,9
	Максимум	—	—	—	—	140,0	6,1	95,0	3,8	540,0	15,0	170,0	5,2
	Среднее	—	—	—	—	111,8	4,5	63,9	2,9	388,4	9,3	158,3	3,7
Сентябрь (1-я половина)	Минимум	75,0	8,3	40,0	4,5	—	—	—	—	740,0	18,8	210,0	6,0
	Максимум	180,0	20,1	257,0	16,8	—	—	—	—	1700,0	32,8	1460,0	30,7
	Среднее	137,6	15,5	115,6	9,9	—	—	—	—	1023,0	24,9	87,3	21,3
Сентябрь (2-я половина)	Минимум	—	—	—	—	310,0	11,8	110,0	4,7	490,0	14,4	260,0	6,4
	Максимум	—	—	—	—	700,0	25,4	820,0	28,5	1270,0	35,6	1420,0	32,3
	Среднее	—	—	—	—	530,0	20,2	4512,0	17,1	868,7	26,0	680,0	19,4
Октябрь	Минимум	—	—	—	—	375,0	15,3	—	—	—	—	—	—
	Максимум	—	—	—	—	780,0	27,8	—	—	—	—	—	—
	Среднее	—	—	—	—	579,0	21,2	300,0	12,0	—	—	—	—

Таким образом, основываясь на данных необходимого количества жира для разных возрастов тарбаганов для благополучного перезимовывания, мы можем полагать, что сильно зараженные червями тарбаганы (т. е. не имеющие достаточного запаса жира перед залеганием в

Таблица 4

Степень ожирения	Молодые		Однолетки		Взрослые	
	Минимальное количество жира, потребное для спячки					
	90—100 г		400 500 г		700—800 г	
	количество тарбаганов в % к общему числу	средняя интенсивность инвазии	количество тарбаганов в % к общему числу	средняя интенсивность инвазии	количество тарбаганов в % к общему числу	средняя интенсивность инвазии
Ниже минимального количества жира — 4,5—7,4% к весу тела	3,2	10,5	2,3	15,4	2,5	43,8
Ниже минимального количества жира — 10,0—14,3% к весу тела	19,8	9,4	17,7	11,0	20,0	27,6
В пределах минимального количества жира — 16,3—18,4% к весу тела	38,0	7,5	44,4	8,5	22,5	16,2
Выше минимального количества жира — 20,0—35,6% к весу тела	39,0	6,3	35,0	6,5	55,0	8,3

[1] Процент к весу тела.

спячку) должны погибнуть во время зимы. Сопоставляя материалы по ожирению тарбаганов с интенсивностью инвазий их аскаридами, мы получаем результаты, приводимые в табл. 4.

Анализируя эти данные, мы можем с некоторой степенью точности говорить о судьбе животных во время спячки. Несомненно, что особи, имеющие небольшое количество жира (молодые около 40 г, или 4,5% к весу тела, однолетние около 110 г, или 4,7% к весу тела, старые около 260 г, или 6,4% к весу тела), должны погибнуть. Из обследованных нами 112 животных 9 тарбаганов (8%) не смогли бы перенести спячку и погибли бы зимой. На основании этих же данных возможно, после тщательного изучения тарбаганов осенью, ставить прогноз в отношении колебания численности тарбаганов, т. е. можно приблизительно говорить о количестве животных, которые погибнут во время спячки от недостатка накопленного жира вследствие заражения аскаридами.

Можно считать, что большое количество мумифицированных трупов тарбаганов в степи в первую половину лета следует отнести и за счет сильного влияния аскарид, наравне с другими причинами, вызывающими гибель части тарбаганов во время спячки.

При обследовании летом 1943 г. участка степи площадью в 1500 км² было подобрано 445 высохших трупов тарбаганов (252 трупа найдены с 25 мая по 1 июля, 102 — с 1 июня по 1 августа и 9 — с 1 августа по 1 октября). В период очищения тарбаганами нор (июнь — июль) на бутанах начинают появляться эти мумифицированные трупы, которые выбрасываются животными на поверхность земли.

Мы полагаем, что аскариды, кроме существующих эпизоотий, являются основной причиной, влияющей на поголовье тарбаганов.

III. Общая характеристика паразитофауны тарбаганов в различные периоды их жизни

Паразитофауна тарбаганов бедна и представлена тремя видами червей: 1) Ascaris tarbagani Schulz — слепая кишка, 2) Syphacia sp.? — слепая кишка, 3) Cestodes sp.? (личинки) — печень.

Наиболее обычным и многочисленным паразитом тарбаганов являются острицы (Syphacia sp.), паразитирующие в слепой кишке у всех возрастов и встречающиеся в течение всего летнего периода. Максимальная экстенсивность (96—100%) и интенсивность (123—222,6 экз.) заражения приходятся на июнь, к осени количество червей заметно убывает, и в октябре мы встречаем лишь отдельных червей у 60—70% особей. Паразитирование остриц не вызывает каких-либо заметных для глаза патологических изменений в организме тарбагана.

Со второй половины августа в средней и 12-перстной кишке тарбагана начинают появляться аскариды, интенсивность и экстенсивность заражения которыми быстро нарастают, достигая максимума в первой половине сентября (60—70% заражения). Данные по сезонному изменению паразитофауны приводятся в табл. 5. Количество червей к концу сентября начинает убывать, и к моменту залегания животных в спячку аскариды исчезают. Яйца и отошедших червей мы находили в уборных тарбаганов; здесь в течение летнего времени происходит развитие яиц и осенью они могут инвазировать животных. Аскариды вызывают ряд общих явлений у тарбаганов, их токсическое действие выражается в частности в лейкоцитозе.

В начале октября черви отходят, и тарбаганы залегают в спячку с очищенным от глистов кишечником.

В конце июля в печени тарбаганов начинают появляться личинки

Таблица 5

Месяц исследования	Возрастные группы тарбаганов	Острицы — Syphacia sp.		Аскариды — Ascaris tarbagani		Личинки ленточных червей — Cestodes	
		% заражения	средняя интенсивность	% заражения	средняя интенсивность	% заражения	средняя интенсивность
Июнь	Взрослые	86,6	192,7	—	—	—	—
	Однолетки	42,8	33,0	—	—	—	—
	Молодые	—	—	—	—	—	—
Июль	Взрослые	100,0	222,6	—	—	33,3	3,2
	Однолетки	87,5	170,4	—	—	30,5	3,0
	Молодые	62,5	90,5	—	—	9,3	7,0
Август	Взрослые	100,0	123,5	10,0	1,0	60,0	5,8
	Однолетки	100,0	98,7	9,1	1,0	54,0	4,6
	Молодые	66,6	42,5	—	—	33,3	2,0
Сентябрь	Взрослые	98,6	62,5	45,1	27,8	22,5	4,5
	Однолетки	96,3	46,1	67,8	25,6	18,6	3,1
	Молодые	91,6	46,3	46,7	12,7	12,5	1,8
Октябрь	Взрослые	90,0	39,3	33,3	3,0	4,1	1,0
	Однолетки	90,0	31,3	30,0	2,0	7,1	2,0
	Молодые	90,0	36,7	33,3	9,0	5,3	0,7

ленточных червей, половозрелая форма которых, вероятно, паразитирует в кишечнике хищных птиц (степной орел). В конце августа экстенсивность заражения ими достигает 50—60% с интенсивностью в 4—6 экз. на 1 животное. Личинки локализируются в плотных обызвествленных капсулах непосредственно в ткани печени.

Поиски кровепаразитов у тарбаганов результатов не дали.

Выводы

1. При значительных инвазиях тарбагана количество накопленного жира может быть недостаточным для благополучного переживания в спячке.

2. Близость человеческого жилья или проезжих дорог может влиять на накопление жира перед спячкой.

3. На основании полного паразитологического исследования и учета запасов жира можно в осенний период ставить прогноз изменений численности тарбагана на следующий год.

ON THE FATENING OF THE MARMOT (MARMOTA SIBIRICA RADDE) AND THEIR INFESTATION BY ASCARIDS BEFORE ENTAIRING THE HIBERNATION

V. B. DUBININ and L. I. LESHKOVITCH

Daurian Anti-Plague Station, L. P. Lenskoi in charge

Summary

1. In case of heavy infestation of the marmot with the ascarids the quantity of the accumulated fat may be not sufficient for a successful surviving during hibernation.

2. The proximity of human dwellings and high ways affects unfavourably the process of accumulation of fat before hibernation.

3. It is possible to predict the population density of marmots of the coming year on the basis of a complete parasitological census and fat determination during the previous fall.

ЗООЛОГИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ

ТОМ XXIV 1945 ВЫП. 6

О ВАГИЛЬНОСТИ ВЫХУХОЛИ В СВЯЗИ С ВОПРОСОМ ОБ ЕЕ АРЕАЛЕ

И. И. БАРАБАШ-НИКИФОРОВ

Кафедра зоологии позвоночных Воронежского государственного университета

Способность к расселению (вагильность) — один из основных факторов, определяющих ареал животного. Выхухоль считается обычно животным, обладающим слабой вагильностью. Представляется целесообразным рассмотреть данный вопрос в свете некоторых новых наблюдений.

Существует довольно прочно установившееся мнение, согласно которому во время разливов увлекаемая полой водой выхухоль может сноситься в новые места, не всегда пригодные для ее существования. Этому явлению приписывают скорее отрицательное, нежели положительное значение в расселении выхухоли.

Однако роль половодий отнюдь не исчерпывается подобного рода пассивными перемещениями зверьков. Наблюдения последних лет показывают, что выхухоль широко использует полую воду для активных переселений, направленных при этом очень часто вверх по течению.

В. П. Красовский [4, 5] приводит сведения М. И. Бирюкова о наблюдавшемся продвижении выхухоли вверх по р. Савала (правый приток р. Хопра) в те водоемы, где ее не было уже несколько лет подряд. По дополнительно полученным сведениям, зверьков, плывших во время разлива р. Савала против течения, видели несколько раз на протяжении 1937—1939 гг.

Мною и научными сотрудниками Биостанции Воронежского государственного университета М. В. Вильчеком и В. С. Поярковым в периоды весенних половодий 1939—1941 гг. констатированы значительные передвижения выхухолей вверх по рр. Воронежу и Дону в районе Жировского леса (Гремяченский район Воронежской области). В этот же период и в том же районе встречали выхухолей на р. Дон, на самом стержне, и местные рыбаки (сообщения бригадиров рыболовецких бригад Л. Дударева и К. Тимонина).

Весной 1945 г. отдельные особи выхухолей, поднявшись далеко вверх по течению р. Усмани, впервые появились в районе Воронежского гос. заповедника (один экземпляр зверька был добыт в это время близ управления заповедника научным сотрудником П. А. Мертц).

С. Е. Клейненберг поделился со мной своими интересными наблюдениями над выхухолью в 1941—1942 гг. В 1941 г., находясь в Клязьминском гос. заповеднике во время разлива р. Клязьмы, Клейненберг наблюдал выхухолей, в большом количестве передвигавшихся против течения за пределы заповедника. Аналогичное явление наблюдалось им весной 1942 г. на р. Хопре в Хоперском заповеднике. В обоих случаях создавалось впечатление постоянного миграционного движения выхухолей, наводившее на мысль, что названные заповедники охра-

няют в период половодий не столько определенный более или менее установившийся контингент зверьков, сколько переселенцев, постоянно проходящих через их территорию.

По данным анкет-вопросников, выпущенных большим тиражом Кафедрой зоологии позвоночных Воронежского университета, выхухолей, двигавшихся вверх по течению рр. Воронежа и Ивницы, наблюдали весной 1940 г. в районе Рамони (сообщения В. Пронина и Л. Д. Горохова). Подобный же случай зарегистрирован на р. Битюг, в Анненском районе, весной 1942 г.

Таким образом, половодья сопровождаются не только сносом выхухолей, но и активным продвижением их, зачастую направленным вверх, против течения (сносятся вниз, возможно, более слабые молодые или старые особи). Повидимому, выхухолям в значительной степени свойствен положительный реотаксис, что должно учитываться при проведении разного рода мероприятий по искусственному расселению зверьков.

Вне периодов половодья переселения выхухолей наблюдаются значительно реже и носят обычно вынужденный характер. Такие переселения были отмечены нами в засушливом 1938 г. на территории Биостанции ВГУ в Жировском лесу Воронежской области. В Окском заповеднике аналогичное явление зарегистрировано в том же году В. Н. Черновым, В. В. Козловым и Л. П. Бородиным [16].

В этих случаях выхухоль иногда бывает вынуждена передвигаться и по суше. Хотя такой способ передвижения и не может считаться обычным для животного с резко выраженной адаптацией к водной среде, тем не менее и он при благоприятном стечении обстоятельств может способствовать освоению зверьком новых районов.

Стимулировать переселение выхухоли по суше может понижение уровня воды в изолированных озерах вследствие засухи или промерзание подобного рода водоемов. Но в некоторых случаях имеют место сухопутные переселения выхухолей и из рек в реки. В сборнике «Выхухоль» [3], например, приводятся факты единичных переходов выхухоли из верховьев р. Вори (притока р. Клязьмы) в притоки р. Дубны (относящейся непосредственно к Верхневолжскому бассейну).

Встреча выхухоли в степном пруду отмечена еще А. А. Силантьевым [9]. Случаи находок зверьков на суше, на более или менее далеком расстоянии от водоемов, зарегистрированы в последнее время Г. А. Скребицким [10], Д. И. Асписовым [1] и В. П. Красовским [4, 5]. Интересные данные по этому вопросу имеются в анкетных материалах Кафедры зоологии позвоночных ВГУ. Так, по сообщению С. С. Кошелева, мертвая выхухоль была обнаружена летом 1940 г. в степной кринице к юго-западу от с. Репьевки (Воронежской области). Место это отстоит от ближайшего притока р. Дона на расстоянии около 15 км, которые выхухоль могла преодолеть почти исключительно сухим путем. Л. Д. Горохов в своей анкете указывает на случай поимки живой выхухоли при попытке зверька переправиться через ж.-д. линию в районе Рамони (Березовский район Воронежской области) осенью 1941 г.

Приведенные данные, факты заселения выхухолями водоемов весьма разнообразных типов, а также известные случаи благополучного закрепления на новых местах при искусственном переселении, хотя бы и сопровождавшемся рядом неблагоприятных моментов (например, при переселении на Вонляровские пруды близ Смоленска), говорят о том, что мнение об органической способности выхухоли к расселению (и о слабой ее биологической валентности вообще) в значительной мере преувеличено. Ограниченность и спорадичность рас-

пространения выхухоли обусловлены, повидимому, какими-то другими причинами, среди которых немаловажную роль сыграла, конечно, неумеренная эксплоатация в прошлом.

Склонность к переселениям и значительное непостоянство в выборе водоемов создают большие трудности при попытке сколько-нибудь точного определения границ распространения выхухоли. Зверька находили в местах, где он до этого был совершенно неизвестен, или, напротив, тщательные поиски не могли его обнаружить там, где он считался до этого весьма обычным (такие случаи отмечены с достаточной полнотой в цитированном выше сборнике «Выхухоль»).

Проф. А. Черный [15] отмечал, что выхухоль выше г. Воронежа отсутствует, между тем сейчас она известна (и далеко не составляет редкость) значительно севернее названного пункта (В. Сытин [11]; А. А. Файст [13]). С. И. Огнев и К. А. Воробьев [6] приводят выхухоль в качестве нередкого обитателя г. Усмани в районе Графского лесничества; обследование названной реки в пределах Воронежского гос. заповедника, проведенное мною в 1940—1941 гг., установило полное отсутствие каких бы то ни было следов пребывания зверька в данном районе, и только в 1945 г. выхухоль, как уже указывалось, была обнаружена здесь в период половодья [1].

Прочно сложившееся мнение об исчезновении выхухоли из бассейна р. Урала опровергнуто в 1935 г. К. А. Лебедевым, точно установившим наличие ее в пойме этой реки (Скребицкий [10]). Наконец, случаи обнаружения выхухоли в бассейне р. Днепра, приведенные в свое время Н. В. Шарлеманем [18, 19], И. Пидопличкой [8] и мною [2], внесли соответствующую коррективу в прежние представления об ареале русской выхухоли, якобы ограниченном только бассейнами рр. Волги, Дона и Урала.

На последнем вопросе, вызвавшем разногласия среди наших зоологов, следует остановиться несколько подробнее.

В качестве одного из основных возражений против возможности нахождения выхухоли в бассейне р. Днепра в сборнике «Выхухоль» выдвигались неблагоприятные природные условия водоемов, отмеченных как места, где были найдены выхухоли,— камышевые заросли, крупные размеры водоемов, подверженность затяжным половодьям [2]. Вполне удавшийся опыт пересадки выхухолей на озера Днепропетровской области, как раз в те районы, о которых только что шла речь, дает сейчас полное основание отбросить данное возражение.

Впрочем, в самом же цитированном сборнике мы находим указания на большую неразборчивость выхухоли в выборе водоемов как по размерам, так и по характеру зарастания. К этому можно добавить, что, по данным Е. И. Орлова, Г. А. Кайзера и З. С. Сурской [7], выхухоль постоянно встречается вдоль Волги, ниже Сталинграда, где обычны длительные разливы, и наблюдается даже (хотя и редко) в самой дельте Волги.

Далее указывалось на то, что сведения о встречах выхухоли по Днепру основаны главным образом на опросных данных, которые не всегда могут быть достоверны.

Несомненно, данные, получаемые опросным путем, требуют крайне осторожного, критического подхода. Но это не исключает права пользоваться ими при соблюдении указанного правила. В этом же сбор-

---

[1] Закрепится ли здесь выхухоль, покажут дальнейшие наблюдения. В пределах предустьевой части р. Усмани (в Плотовском заказнике) выхухоль в настоящее время обычна.

[2] Общей отрицательной оценки данного района с точки зрения условий обитания выхухоли придерживался в свое время и пишущий эти строки [2].

нике ареал распространения выхухоли очерчен в значительной степени на основании опросных данных (например, на основании данных, собранных Донецкой экспедицией 1927 г. у рыбаков, и т. д.), и мы не видим никаких оснований делать в этом отношении исключение для сведений, касающихся бассейна р. Днепра.

Находка автором и Н. Н. Хвостовым трупа выхухоли на р. Самаре (в Новомосковском районе Днепропетровской области) в 1918 г. окончательно утверждает факт пребывания (хотя бы в недалеком прошлом) выхухолей в бассейне р. Днепра [1].



Ареал выхухоли

Но нам пришлось столкнуться еще с одним возражением. Формулировать его можно следующим образом: если бы выхухоль действительно водилась в системе Днепра, «наши старики зоологи» не оставили бы этого факта не отмеченным.

Известно, однако, что бобры были найдены во многих местах, где зоологи XIX в. совершенно не подозревали их присутствия. Бобр гораздо крупнее и заметнее выхухоли, и если его могли пропустить «старики», то совсем простителен подобный «недосмотр» в отношении столь скрытного зверька, как выхухоль. Прав Н. Н. Фаддеев [12], говоря, что мест, где сохранилась выхухоль, «больше, чем мы думаем и знаем».

Как видно из всего сказанного, ни один из доводов, выдвинутых против признания распространения выхухоли в бассейне р. Днепра, не может считаться основательным. Формулировка Н. В. Шарлеманя [18], согласно которой выхухоль была свойственна в недалеком прошлом некоторым участкам бассейна р. Днепра, где теперь снова восстанавливается в связи с проводимыми реакклиматизационными мероприятиями, вполне отражает современное положение вопроса. Данная поправка должна быть внесена и в графические изображения ареала выхухоли, строящиеся обычно на основе старых представлений.

Литература

1. Асписов Д. И., Расселение выхухоли в Татарской автономной республике, Тр. Клязьминского гос. заповедника, 1940.—2. Барабаш-Никифоров И. И., К вопросу о расширении на запад ареала распространения выхухоли (Desmana moschata L.), Научн. зап. н.-и. кафедры биологии ДИНО, 1929.—3. «Выхухоль». Сборник под. ред. Л. В. Шапошникова, Главпушнина НКВТ, 1936.—4. Красовский В. П. Запасы выхухоли (Desmana moshata L.) у южной границы ее распространения по р. Хопру, Научно-методич. зап. Гл. упр. по запов., вып. VI, 1940.—5. Красовский В. П., Материалы по экологии выхухоли, Тр. Хоперского гос. зап., 1940.—6. Огнев С. И. и Воробьев К. А., Фауна позвоночных Воронежской губ.,

[1] Ссылка Л. В. Шапошникова (1936) на то, что я якобы сам отказался в работе 1928 г. от своих прежних показаний о выхухоли в бассейне р. Днепра, основана на недоразумении.

1923—24.—7. Орлов Е. И., Кайзер Г. А. и Сурская З. С., Выхухоль (Desmana moshata L.) Нижнего Поволжья и перспективы ее эксплоатации, Уч. зап. Сарат. гос. ун-та, т. XII, вып. 1—2, 1934.—8. Пидопличка И., До знайдення хохули на Черкащини, Рад. мисл. та риб., № 12, 1928.—9. Силантьев А. А., Фауна Падов, СПб., 1894.—10. Скребицкий Г. А., О северо- и юго-восточных границах распространения выхухоли, Тр. Клязьм. гос. зап., 1940.—11. Сытин В., Выхухоль в Липецком уезде Тамбовской губ., «Охотник», № 10, 1926.—12. Фаддеев Н. Н., Отчет о работах Донецкой научной экспедиции в 1927 г., Тр. Дон. научн. эксп., № 1, 1930.—13. Файст А. А., Выхухоль русская в Липецком уезде, Изв. Лип. об-ва изуч. местн. кр., № 4—5, 1921.—14. Хлебович В. К., Бобры, 1934.—15. Чернай А., Фауна Харьковской губ. и прилежащих к ней мест, Харьков, 1853.—16. Чернов В. Н., Козлов В. В. и Бородин Л. П., Влияние засухи 1938 г. на некоторые виды фауны и фитоценозы Окского заповедника, Научно-метод. зап. Гл. упр. по запов., вып. VI, 1940.—17. Шарлемань Н. В., Бобр, Бюлл. Харьк. об-ва любит. прир., № 5, 1914.—18. Шарлемань Н. В., Выхухоль в УССР, Зб. праць зоол. муз. Ак. наук УССР, № 17, 1936.—19. Шарлемань Н. В. Новый для фауны бассейна Днепра зверь — выхухоль, Укр. охотн. и рыб., № 6, 1925.

ON NOMADIC HABITS OF THE MUSK RAT (DESMANA MOSCHATA L.) IN RELATION TO THE PROBLEM OF ITS AREA OF DISTRIBUTION

I. I. BARABASH-NIKIPHOROV

Department of Zoology of Vertebrates, State University of Voronezh

Summary

One of the main factors affecting the spreading of the musk rate are spring inundations. The spreading of the animal is not only a passive one, but mainly an active migration up the river due to a positive rheotaxis. Comparatively distant migration on land were also observed. All this, as well as the inconsistancy in the choise of water bodies, makes an exact description of the area of distribution not very easy. This area includes now some regions in the basin of the river Dniepr, where the animal has been recently discovered.

СОДЕРЖАНИЕ XXIV ТОМА

СОДЕРЖАНИЕ

CONTENTS

Ответственный редактор акад. *Е. Н. Павловский.*

Подписано в печать 6.XII.1945 г. Объем 4 печ. л. 6,5 уч.-изд. л.
А22422 Тираж 1800 экз. Цена 8 руб. Зак. 800

2-я типография Издательства Академии Наук СССР,
Москва, Шубинский пер., 10.

Цена 8 руб.

ОТКРЫТА ПОДПИСКА НА ЖУРНАЛЫ АКАДЕМИИ НАУК СССР на 1946 г:

НАИМЕНОВАНИЕ ЖУРНАЛОВ	Количество номеров в год	Подписная цена в год
Вестник Академии Наук СССР	12	96
Доклады Академии Наук СССР (русское издание)	36	216
Доклады Академии Наук СССР (иностранное издание)	36	216
Известия Академии Наук СССР, серия математическая	6	54
Математический сборник	6	90
Прикладная математика и механика	6	63
Астрономический журнал	6	36
Известия Академии Наук СССР, серия физическая	6	72
Известия Академии Наук СССР, серия географическая и геофизическая	6	54
Журнал экспериментальной и теоретической физики	12	108
Journal of Physics	6	108
Журнал технической физики	12	144
Известия Академии Наук СССР, Отделение технических наук	12	180
Известия Академии Наук СССР, Отделение химических наук	6	63
Журнал общей химии	12	180
Успехи химии	6	48
Журнал физической химии	12	144
Acta Physicochimica	6	72
Журнал прикладной химии	12	126
Известия Академии Наук СССР, серия геологическая	6	90
Записки Всероссийского минералогического общества	4	30
Известия Всесоюзного географического общества	6	63
Почвоведение	12	72
Известия Академии Наук СССР, серия биологическая	6	72
Журнал общей биологии	6	45
Успехи современной биологии	6	60
Ботанический журнал	6	27
Советская ботаника	6	36
Зоологический журнал	6	54
Микробиология	6	54
Физиологический журнал СССР им. Сеченова	6	72
Биохимия	6	36
Известия Академии Наук СССР, серия истории и философии	6	54
Известия Академии Наук СССР, Отделение экономики и права	6	45
Советское государство и право	12	108
Известия Академии Наук СССР, Отделение литературы и языка	6	54
Наука и Жизнь	12	36
Природа	12	72

ПОДПИСКА ПРИНИМАЕТСЯ:

Конторой «АКАДЕМКНИГА», Москва, Волхонка, 14,
Книжным магазином «Академкниги», Москва, ул. Горького, 6;

Отделениями Конторы:

ЛЕНИНГРАД, Литейный, 53а; СВЕРДЛОВСК, ул. Малышева, 58;
ТАШКЕНТ, ул. К. Маркса, 29

и Отделениями «СОЮЗПЕЧАТИ»